

Ana Isabel Ferreira de Magalhães

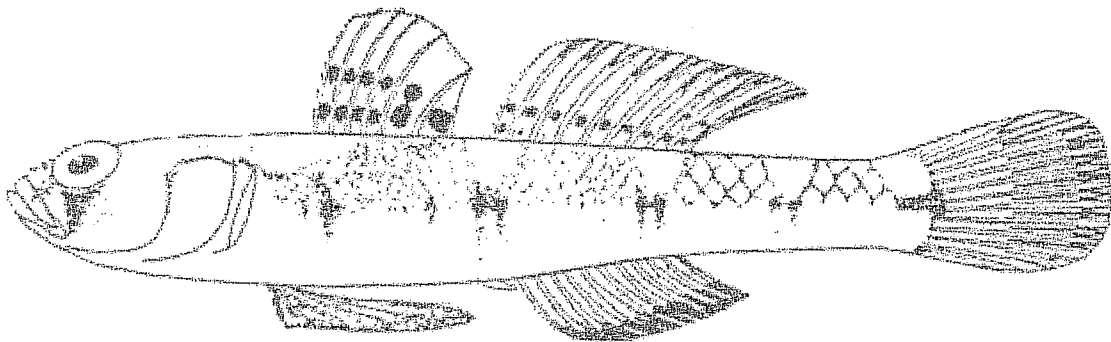
Instituto Superior de Psicologia Aplicada

1998

**TERRITORIALIDADE E UTILIZAÇÃO DE ESPAÇO EM**  
***Pomatoschistus pictus* ( Pisces: Gobiidae )**

Ref. 11722

Instituto Superior de Psicologia Aplicada  
**BIBLIOTECA**



---

**Ana Isabel Ferreira de Magalhães**

Instituto Superior de Psicologia Aplicada

1998

**TERRITORIALIDADE E UTILIZAÇÃO DE ESPAÇO EM**  
***Pomatoschistus pictus* ( Pisces: Gobiidae )**

**Relatório de Conclusão do Mestrado de Etologia**

---

---

## ÍNDICE

<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	<b>I</b>
<b>NOTA PRÉVIA</b> .....	<b>II</b>
<b>RESUMO</b> .....	<b>III</b>
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>1</b>
BIOLOGIA DA ESPÉCIE .....	1
TERRITORIALIDADE .....	3
Custos e benefícios da territorialidade .....	4
Caracterização dos territórios .....	5
Comportamento Territorial .....	6
CUIDADOS PARENTAIS .....	7
Comportamento parental .....	8
Custos e benefícios dos cuidados parentais .....	9
OBJECTIVOS DO TRABALHO .....	11
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>13</b>
TRATAMENTO ESTATÍSTICO .....	15
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	<b>17</b>
DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL .....	17
DISTRIBUIÇÃO DAS ACTIVIDADES DOS MACHOS PARENTAIS .....	22
DISTRIBUIÇÃO DE TEMPO NAS DIFERENTES ÁREAS DO TERRITÓRIO .....	28
DIFERENÇAS COMPORTAMENTAIS ENTRE OS MACHOS COM NINHO, MACHOS SEM NINHO E FÊMEAS .....	30
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>34</b>
<b>BIBLIOGRAFIA</b> .....	<b>36</b>
<b>ANEXOS</b> .....	<b>42</b>

---

---

## Agradecimentos

Ao apresentar este relatório de conclusão de mestrado sinto-me profundamente agradecida a todos aqueles que tornaram possível a realização deste mestrado. Queria agradecer especialmente:

Ao Prof. Doutor Emanuel Gonçalves (Instituto Superior de Psicologia Aplicada), orientador desta tese de mestrado, pela magnífica orientação que prestou. As suas qualidades científicas, humanas assim como a disponibilidade e rigor demonstrados foram imprescindíveis para a realização deste trabalho. Para além de tudo isto, não posso deixar de agradecer o seu empenho para que a "taxa de mortalidade" na semana de campo deste mestrado fosse zero.

Ao Prof. Doutor Vitor Almada (Instituto Superior de Psicologia Aplicada) por todo apoio e disponibilidade demonstrados e especialmente pelas suas valiosas sugestões.

À Madalena Gião pelo excelente trabalho de equipa e por ter cuidado dos peixes quase sempre sozinha, enquanto eu estava no Porto. A sua amizade ao longo destes 2 anos de mestrado foram um apoio fundamental.

À Joana Robalo pela sua amizade e pelo apoio no meu primeiro trabalho com peixes da espécie *S. pavo*, que tantas vezes precisaram de cuidados.

A todos os colegas de mestrado que constituíram um boa equipa de trabalho e um bom ambiente de camaradagem, reduzindo assim o "sacrifício" de vir todas as semanas a Lisboa.

À Professora Doutora Liliana de Sousa (Instituto de Ciências Biomédicas Abel Salazar) pelo incentivo que me deu para que fizesse este mestrado e pelo apoio incondicional ao longo destes anos

À Dr<sup>a</sup> Manuela que fez tudo para que a minha estadia em Lisboa fosse agradável e reconfortante.

Ao Gamito pelo seu apoio incontestável em todas as opções da minha vida.

Finalmente ao meu pai por ter "patrocinado" este mestrado e por me apoiar sempre com aquele seu jeito magnífico.

---

## Nota Prévia

Este trabalho foi realizado em conjunto com a Dr<sup>a</sup> Madalena Gião.

Todos os detalhes das descrições comportamentais da espécie *Pomatoschistus pictus* tem por base o etograma apresentado na sua tese de mestrado.

---

## Resumo

Observações feitas em aquário permitiram inferir alguns aspectos sobre a territorialidade e utilização do espaço em *Pomatoschistus pictus*. Nesta espécie os machos constroem ninhos para onde atraem as fêmeas. Após a desova, o macho guarda os ovos até estes eclodirem. As observações revelaram que: 1) o machos parentais têm maior número de ocorrências nas áreas onde têm o ninho; 2) a presença dos ninhos não tem uma influência significativa na distribuição espacial das fêmeas, no entanto, a distribuição dos machos sem ninho é mais equitativa do que a dos machos com ninho; 3) Os machos parentais passam a maior parte do tempo nos ninhos, ocupados com comportamentos parentais; 4) As actividades dos machos parentais decrescem à medida que se afastam do ninho. Os comportamentos agressivos diminuem de intensidade e quantidade à medida que aumenta o afastamento em relação ao ninho; 5) existem diferenças significativas no comportamento das fêmeas, dos machos com ninho e dos machos sem ninho. Estes últimos apresentam algumas semelhanças comportamentais com as fêmeas.

## Abstract

Observations made in aquarium have permitted to understand some aspects about the *Pomatoschistus pictus*' territoriality and space use. In this specie the males build the nests, for where they attract the females. After the spawning, the male guard the eggs until their hatching. The observations have shown the following: 1) the parental males have an higher number of visits to the area where they have the nest; 2) the nest presence does not have significant influence in the space distribution of the females; however, the distribution of the males without nest is more equitable than the distribution of the males with nest; 3) the parental males spend the most part of their time inside the nests, occupied with parental behaviours; 4) as far as the parental males are more distant from their nests, the activities of the parental males decrease. The

---

aggressive behaviours decrease as far as the distance from their nests increases; 5) there are significant differences on females behaviours, males with nest and males without nest. The last ones have some behaviour similarities with the females.

---

## Introdução

### Biologia da espécie

Como a maioria dos góbios (Gobiidae), a espécie *Pomatoschistus pictus* (Malm, 1865) é um peixe marinho, encontrado em águas costeiras pouco profundas (até 50-55m de profundidade). O seu habitat é tipicamente de fundo arenoso e sem corrente (Lebour, 1920; Fonds, 1973; Edlund *et al.*, 1980; Hesthagen, 1980; Miller, 1986; Costello, 1992; Wilkins & Myers 1992), podendo os peixes mais jovens ser encontrados nas poças do litoral. Esta ocorre ao longo da costa Este do Atlântico e do Mediterrâneo (Miller, 1986).

Estudos efectuados em aquário (Hesthagen, 1980) e em meio natural (Costello, 1992) revelaram que o góbio *P. pictus* é um espécie bântica diurna, mostrando-se mais activo durante este período. À noite estes peixes bânticos exibem alguma actividade, no entanto, os valores de actividade neste período são muito menores do que de dia. Perante este comportamento, Hesthagen (1980) sugere que a intensidade da luz afecta os padrões e o nível de actividade desta espécie. Tal como outros góbios, *P. pictus* alimenta-se durante o dia, o que sugere que estes animais sejam predadores visuais (Hesthagen, 1980; Costello, 1990). São peixes carnívoros, alimentando-se de pequenos crustáceos bânticos (Copépodes e Anfípodes) (Zander, 1979; Miller, 1986).

Esta espécie é territorial durante a época reprodutiva, a qual está dependente da região geográfica em que o peixe se encontra, podendo iniciar-se em Fevereiro ou Março e prolongar-se até Junho ou Julho (Miller, 1986). Ao longo da época reprodutiva ocorrem várias desovas (Miller, 1984). A maturidade sexual é atingida no primeiro ano, reproduzindo-se estes peixes após o primeiro Inverno de vida. O tempo de vida para esta espécie é de 2 ou raramente 3 anos (Miller, 1961, 1986).

A reprodução no género *Pomatoschistus* ocorre em substratos arenosos. Estes animais especializaram-se na reprodução em ambientes particularmente

---

diffíceis. Segundo Almada (1990) a conquista destes ambientes hostis à reprodução foi possível, em grande parte, devido aos cuidados parentais.

*P. pictus* tal como outras espécies do mesmo género (e.g. *P. minutus*: Fonds, 1973; *P. microps*: Magnahagen, 1995) apresentam cuidados parentais exclusivamente masculinos. Na época reprodutiva, o macho ocupa conchas vazias de bivalves (e.g. *Pecten sp.*, *Glycimeris sp.*) para onde tentam atrair as fêmeas para desovar, com comportamentos de corte característicos (Fonds, 1973; Magnahagen & Vestergaard, 1991). O macho, após a ocupação da concha, defende uma pequena área à volta desta (território) e prepara o ninho, escavando um pouco o seu interior e cobrindo a sua superfície de areia, através de movimentos da cauda sobre o substrato. Este comportamento de camuflagem do ninho também se observa em *P. microps* (Nyman, 1953) e em *P. minutus* (Lindstrom, 1992). Segundo Miller (1984) na preparação do ninho os gobideos machos esfregam, frequentemente, o abdomen e a papila urogenital na superfície interna da concha antes da desova. Este comportamento talvez tenham como função a libertação de feromonas pelos machos. Marconato *et al* (1996) e Ota *et al.* (1996) realizaram estudos em góbios e verificaram que antes da fêmea depositar os ovos, os machos libertavam esperma, deixando rastos de esperma, enquanto esfregam a papila genital no tecto do ninho. Segundo Ota *et al.* (1996), este comportamento previne a dispersão do esperma na água, o que pode ter grande importância nas espécies que apresentam épocas reprodutivas muito pequenas.

Para chamar atenção das fêmeas sobre o seu ninho o macho corteja-a, executando insistentemente uma série de comportamentos como, por exemplo a natação à volta da fêmea alternando com entradas e saídas do ninho. A intensidade da corte parece ser um factor preferencial na escolha por parte das fêmeas (e.g. *Coryphopterus nicholsi*: Cole, 1981; *P. minutus*: Forsgren, 1992). Em *P. pictus*, a fêmea pressiona o ventre no tecto do ninho, libertando ovos de pequenas dimensões (0,8x0.65mm) (Miller 1986), que ficam aderentes às paredes do ninho através de um disco adesivo (Patzner, 1984). Estes ovos eclodem ao fim de 11 ou 12 dias, à temperatura de 13°C-14°C (Miller, 1986). Após a desova a fêmea sai. Durante o período de desenvolvimento dos ovos o macho assegura a defesa do ninho e os cuidados parentais. Permanece no ninho com a cabeça à entrada, ventila os ovos e raramente deixa o ninho,

---

quando o faz é por poucos minutos. As etapas de desenvolvimento dos ovos e das larvas pelágicas desta espécie, foram descritas por Lebour (1920).

As fêmeas e os machos não se distinguem facilmente. As fêmeas são, geralmente, mais pequenas e apresentam o ventre mais dilatado durante a época de reprodução. Em *P. pictus*, tal como em *P. microps* e *P. minutus*, existe dimorfismo sexual a nível da papila urogenital, que é alongada e pontiaguda nos machos e curta e arredondada nas fêmeas (Guitel, 1892). Este dimorfismo é também observado noutras espécies de góbios (Miller 1961).

Os diferentes padrões de comportamento observados nos machos parentais e nas fêmeas, permitem também fazer a distinção entre os sexos. No entanto, esta distinção torna-se menos evidente quando se comparam machos sem ninhos e fêmeas.

Nas interações agonísticas, associadas ou não à defesa do território, e nos comportamentos de corte, estes peixes apresentam uma coloração negra na face e nas extremidades das barbatanas, acentuando os movimentos ondulatórios do corpo. Esta coloração é muito mais evidente nos machos parentais. Esta mudança de coloração parece ocorrer como resultado da alteração do “estado emocional” do peixe (Gibson, 1969).

### **Territorialidade**

A maioria das definições de territorialidade em peixes teleósteos, relaciona a territorialidade com a defesa e exploração de uma determinada área (Maher & Lott, 1995), para fins alimentares e/ou reprodutivos (Gibson, 1969; Santos, 1985; Grant, 1997). Almada (1990) sugere que a territorialidade, quando associada à reprodução, pode funcionar como uma estratégia de redução de interferências por parte de outros machos durante os acasalamentos. O sistema territorial permite ainda que os membros das espécies se mantenham juntos numa espécie de ordem social (Nursall, 1977).

Como acontece em muitos outros animais, também os peixes defendem áreas de alimentação, ninhos, parceiros, locais de desova e de acasalamento, locais para protecção dos descendentes (Noakes, 1978) e áreas de protecção e fuga (Gibson, 1969; Almada *et al.*, 1983).

---

Estudos efectuados em algumas espécies de peixes marinhos costeiros de regiões temperadas demonstraram que a territorialidade está restringida à época de reprodução, sendo os machos os únicos a possuírem territórios (e.g. Gibson, 1967; Nursall 1981; Santos, 1985a; Almada *et al.*, 1983; Miller, 1984; Almada *et al.*, 1987; Santos & Almada, 1988; Santos *et al.*, 1989; Zander 1990; Almada *et al.*, 1992). Nestes casos, o sucesso reprodutor dos machos territoriais pode estar dependente da posse de recursos, tais como locais de nidificação e acesso às fêmeas (Baylis, 1981; Taborsky, 1994).

Num estudo efectuado por Grant (1997) verificou-se que é mais comum os peixes defenderem territórios para uma função reprodutiva do que para uma função alimentar. Este resultado sugere que é mais económico defender ninhos, locais de desova e descendentes do que defender o alimento.

Além disso, o tamanho dos territórios para alimentação são maiores que os territórios para a reprodução. Nursall (1981) num estudo realizado com *Ophioblennius atlanticus* observou que esta espécie, apesar de territorial para além da época reprodutiva, reduzia a área defendida durante este período. Grant (1997) apresenta duas razões para este facto: 1) os alimentos estão mais dispersos que os pares para acasalar quando medidos em unidades de *fitness*; 2) os territórios para alimentação são frequentemente permanentes, o que implica que têm que ser suficientemente grandes para precaver as flutuações que os recursos alimentares sofrem ao longo do tempo, enquanto que os territórios reprodutivos são geralmente sazonais.

### Custos e benefícios da territorialidade

Um animal territorial está sujeito aos custos e benefícios associados à defesa de uma área (Pité & Avelar, 1996). Dependendo do território defendido, podem ser considerados como benefícios o acesso exclusivo a determinados recursos, o armazenamento de alimento, o espaço, as fêmeas, a diminuição da predação, o refúgio e a protecção da descendência.

A territorialidade só existe se os benefícios de defender determinada área forem maiores que os custos (Goodenough *et al.*, 1994; Pité & Avelar, 1996). Na territorialidade sazonal o balanço entre custos e benefícios está dependente dos descendentes produzidos. Este balanço é influenciado por

---

uma série de factores ecológicos tais como a densidade dos competidores, a densidade de recursos e a distribuição temporal e espacial dos recursos. Estes factores são essenciais na determinação do tamanho do território (Grant, 1997).

Embora teoricamente se possa falar num tamanho de território óptimo, este nunca é atingido na natureza devido às características da comunidade e às pressões competitivas. O tamanho do território defendido encontra-se, no entanto, sempre perto do tamanho óptimo (Nursall, 1981). O território é, então, o resultado do compromisso entre os gastos feitos na sua defesa (tensões existentes entre os territórios vizinhos, o tempo gasto na ocupação, a energia gasta na defesa) e os benefícios derivados da sua posse (abrigo, espaço para a corte, recursos alimentares) (Santos, 1985a).

Nos peixes, o tamanho do território diminui, geralmente, com o aumento da pressão exercida pelos intrusos ou com a existência de abundantes recursos alimentares (Grant, 1997). Como exemplo extremo da pressão exercida pelos conspecíficos, pode-se referir um estudo efectuado em *Salaria pavo* (Almada *et al.*, 1994) em que o tamanho do território se encontra restringido ao próprio ninho devido a uma forte competição por locais de nidificação (recurso escasso).

A restrição dos movimentos nos peixes pode resultar de um conjunto de factores como a capacidade locomotora, a natureza do habitat, a acção das ondas, assim como da presença ou ausência de territorialidade (Gibson, 1988). De facto, a defesa territorial, para além de implicar um gasto energético elevado, também reduz de forma acentuada os movimentos dos peixes, principalmente daqueles que guardam os ovos (Gibson, 1967, 1969; Santos 1985; Gonçalves, 1997). Os peixes ficam restringidos a territórios muito centrados nos ninhos, o que reduz a sua área vital e torna os acasalamentos dependentes dos movimentos das fêmeas (Almada, 1990).

### Caracterização dos territórios

Segundo Grant (1968) e Covich (1976), um território terá, teoricamente, uma forma circular quando a densidade de territórios é baixa. Em situações em que os territórios existem em elevada densidade, estes tornam-se contíguos

---

sendo a pressão exercida pelos proprietários dos territórios vizinhos muito forte. Esta situação conduz a que haja uma compressão dos territórios formando-se um mosaico de polígonos (e.g. tilápias: Barlow, 1974)

Almada *et al.* (1983), Heymer e Zander (1975) caracterizaram o território para as espécies *Coryphoblennius galerita* e *Blennius rouxi*, respectivamente, sugerindo a existência de três zonas distintas: o ninho, uma zona de combate e uma zona de perseguição. Outros autores caracterizam, simplesmente, o território parental como uma pequena área em volta do ninho (Santos, 1985a). Santos (1985a) num estudo sobre territorialidade realizado com *Parablennius sanguinolentus*, distingue três zonas básicas: o ninho excêntrico relativamente ao centro do território; à volta deste, uma área de 10 a 20 cm onde o macho mantém uma clareira e onde executa a maior parte dos seus comportamentos agonísticos e de corte; a terceira área que o macho visita menos, utilizada como área de deposição de detritos e área de perseguição. Por outro lado, o gobideo *P. minutus* estabelece territórios durante a época reprodutiva cujo o centro é o ninho (Zander, 1990). Para além do ninho este peixe defende uma área à sua volta com 20 ou 30cm de raio. Este comportamento é ainda semelhante ao apresentado pelo gobideo *P. microps* (Fond, 1973).

### Comportamento Territorial

Gibson (1969) fez um levantamento do comportamento territorial dos machos reprodutores de várias espécies. O comportamento agressivo dos peixes está muitas vezes relacionado com esse comportamento territorial. O proprietário de um território consegue manter a sua exclusividade numa determinada área à custa da exibição de comportamentos agressivos (e.g. Philips, 1971; Brillet, 1975). O macho territorial faz uma vigilância constante, patrulhando o seu território ou ocupando postos de vigia e define as fronteiras do seu território exibindo várias posturas agressivas.

Na fase de estabelecimento territorial o macho parental envolve-se, frequentemente, em ataques directos ou exhibe posturas agressivas ritualizadas (e.g. Brillet, 1975). De facto, os conflitos são muitas vezes resolvidos com posturas de ameaças ritualizadas. Estes comportamentos são muitas vezes suficientes para que os adversários desistam de um confronto directo.

---

Comportamentos altamente ritualizados e previsíveis podem ser necessários para manter uma estabilidade territorial (Nursall, 1981).

Como já foi referido anteriormente, o comportamento territorial reduz a actividade dos machos o que tem como custo o facto de estarem dependentes da aproximação da fêmea para acasalar. Durante a corte os machos territoriais raramente abandonam o território, excepto até pequenas distancias. Estes conduzem as fêmeas para o ninho e dentro deste exibem alguns comportamentos de corte (Almada, 1990), tais como a expansão dos opérculos e da membrana branquiostegal, estremecimentos do corpo, mudanças de coloração, e sucessivas aberturas de boca exageradas de forma a atrair as fêmeas.

O comportamento territorial apesar de envolver grandes riscos e um grande investimento em termos de tempo e energia, evolui possivelmente devido à conjugação de um complexo conjunto de factores que estão em estreita relação com as condições ecológicas e reprodutivas a que cada espécie se adaptou (Almada *et al.*, 1987).

### **Cuidados parentais**

Muitos estudos sobre a evolução dos cuidados parentais em peixes fazem referência à territorialidade como uma pré-adaptação para o aparecimento do comportamento parental executado pelos machos (*e.g.* Barlow, 1964; Baylis 1981). Contudo, Almada (1990) sugere que a defesa de territórios aparece antes e de uma forma independente dos cuidados parentais e da defesa de substratos de postura.

No entanto, parece não haver dúvidas de que a territorialidade pode ter favorecido o aparecimento de cuidados parentais (Almada, 1990; Smith e Wootton, 1995). De facto, quando se compara diferentes espécies de peixes ósseos verifica-se que existe uma relação muito estreita entre o padrão de cuidados parentais realizados pelos machos e a fertilização externa (*e.g.* Blumer, 1979; Gross & Sargent, 1985; Sargent, 1997). Esta, por sua vez, está fortemente associada a machos que defendem territórios.

---

Para além destes dois factores (territorialidade e fertilização externa) os cuidados parentais por parte dos machos também estão relacionados com o tamanho reduzido das espécies (Baylis, 1981; Almada, 1990). Os peixes costeiros de pequeno tamanho (adultos menores que 10 cm), com ovos demersais efectuem posturas localizadas (Barlow, 1981; Baylis, 1981). Baylis (1981) sugere que esta característica das posturas deve-se ao facto de os peixes pequenos não poderem produzir uma quantidade de ovos suficiente para garantir uma dispersão planctónica razoável. Verifica-se ainda que nos peixes de coral quanto mais pequena for a espécie, maior é a probabilidade de esta ter desenvolvido uma qualquer forma de cuidado parental (Barlow, 1981; Fishelson, 1989). Desta forma, estes peixes minimizam a mortalidade da descendência ao fazerem a desova em locais seguros, ao guardarem os ovos e ao produzir descendentes maiores (Gibson, 1969) como a única estratégia reprodutiva eficiente.

Factores como o crescimento indeterminado, o aumento da fecundidade com o tamanho das fêmeas e a possibilidade de algumas espécies terem longas épocas de reprodução e efectuarem posturas múltiplas, também facilitaram o aparecimento dos cuidados parentais (Almada, 1990). Nas regiões temperadas, nos peixes costeiros de pequeno tamanho, as fêmeas apresentam posturas múltiplas, podendo mesmo produzir um peso total de ovos que pode exceder o seu próprio peso corporal (Wootton, 1973; Barlow, 1984; Miller, 1984; Gonçalves & Almada, 1997).

A esta longa lista de factores ecológicos, biológicos e comportamentais que estão ligados ao aparecimento dos cuidados parentais, pode-se ainda adicionar a preferência das fêmeas em desovar em ninhos que já contêm ovos (e.g. *Cottus gobio*: Marconato & Bisazza, 1985; *P. minutus*: Forsgren, 1995) e a conspicuidade dos ninhos que facilita a atracção das fêmeas (Almada, 1990).

### Comportamento parental

Os cuidados parentais podem ser definidos como qualquer forma de comportamento parental que permita aumentar o "fitness" (sucesso reprodutor ao longo da vida) da descendência (Blumer, 1979; Clutton-Brock, 1991). Estes, ocorrem em cerca de 20% das famílias de teleósteos marinhos e apresentam-

---

se sob diversas formas. A maioria dos peixes bênticos de pequeno tamanho, apresentam um padrão de cuidados parentais exclusivamente masculinos (Blumer, 1979; Baylis, 1981; Gross & Sargent, 1985; Almada, 1990; Clutton-Brock, 1991; Smith & Wootton, 1995).

Os comportamentos parentais exibidos pelos machos são semelhantes em várias espécies de gobídeos (Fonds 1973) e blenídeos (Santos, 1985; Almada, *et al.*, 1987). A principal actividade realizada no ninho é a guarda dos ovos (Blumer, 1979; Barlow, 1981; Gross & Sargent, 1985; Almada, 1990; Lindström e Wennström, 1994; Smith & Wootton, 1995), em que o progenitor permanece junto das posturas após a fertilização. Durante a guarda dos ovos o macho defende activamente o local de desova (ninho). Além disso, ventila os ovos através de movimentos ondulatórios das barbatanas peitorais e caudal. Estes movimentos criam uma corrente de água que passa através da postura (Blumer, 1982; Santos, 1985a; Almada, 1990) o que permite uma boa oxigenação e a eliminação de resíduos. Para além destes comportamentos, a limpeza dos ovos com a boca, o esfregar os ovos com o ventre e a remoção de pedras, são também comportamentos observados em muitas espécies (Almada, 1990).

Para avaliar a importância da presença do macho parental para a sobrevivência dos ovos foram feitos estudos em que se procedeu à remoção do macho parental do ninho. Nestes estudos verificou-se que nas espécies subtidais, após a remoção do macho parental, a massa de ovos foi rapidamente destruída ou apresentava sinais de infecção (Nyman, 1953; Wirtz, 1978; Almada *et al.*, 1992; Gonçalves, 1997), enquanto que nas espécies intertidais os ovos sobreviveram vários dias sem serem predados (Gonçalves, 1997). Verifica-se assim, que os cuidados parentais são uma condição importante para o êxito da reprodução.

#### Custos e benefícios dos cuidados parentais

Os cuidados parentais são benéficos porque aumentam o “*fitness*” do progenitor através da protecção da descendência e na criação de um ambiente favorável para desenvolvimento dos ovos (Gross & Sargent, 1985; Clutton-Brock, 1991; Smith & Wootton, 1995). No entanto, estes benefícios estão

---

frequentemente associados a custos elevados relacionados com os efeitos adversos sobre a sobrevivência e fecundidade parental futura (Trivers, 1972).

Investimento parental é o termo usado para descrever os custos sobre o "fitness" associado aos cuidados parentais (Clutton-Brock, 1991). Qualquer redução na sobrevivência e fecundidade devido à da execução de cuidados parentais representa um investimento parental do indivíduo.

Um dos investimentos parentais efectuados pelo macho é pôr em causa a sua sobrevivência. O macho que guarda os ovos torna-se mais conspícuo, aumentando assim a probabilidade de ser predado (Nyman, 1953; Blumer, 1979; Magnhagen & Vestergaard, 1991). Para além disso, os gastos energéticos associados aos cuidados parentais são muito elevados, retirando energia necessária aos processos vitais (Miller, 1984; Smith e Wootton, 1995). A ventilação, por exemplo, consome grande quantidade de tempo e energia (Barlow, 1964), obrigando a que o peixe passe muito tempo dentro do ninho o que diminui a liberdade de movimentos.

Os machos que cuidam e guardam a postura, aumentando assim o número de ovos sobreviventes, têm como principal investimento reprodutor a redução dos períodos de alimentação (Almada *et al.*, 1992; Gonçalves & Almada, 1997; Gonçalves & Almada, 1998). Estudos feitos em blenídeos e gobídeos demonstraram que, durante a época reprodutiva, o facto do macho parental estar confinado ao ninho a guardar e a defender os ovos, reduzia muito as suas oportunidades de alimentação (Marraro & Nursall, 1981; Miller, 1984; Magnhagen, 1986; Santos & Almada, 1988; Almada *et al.*, 1992; Gonçalves e Almada, 1997; Lindström, 1997). Vários autores, referem ainda que nestes machos parentais se verifica uma diminuição do factor de condição (Santos & Almada, 1988; Lindström, 1992; Smith e Wootton, 1995; Gonçalves & Almada, 1997).

Estes investimentos parentais põem em risco a sobrevivência do progenitor para futuras épocas de reprodução. Em alguns gobídeos, os machos parentais apresentam taxas de mortalidade elevadas no fim da época reprodutiva, aparentemente devido à deterioração gradual da condição destes peixes (Miller, 1984)

Para além disso, o progenitor que vê as suas oportunidades de alimentação reduzidas, fica com o crescimento restringido o que vai afectar a

---

sua fertilidade futura. Este custo é muito importante nos peixes por causa do seu crescimento indeterminado (Gross & Sargent, 1985; Sargent & Gross 1986; Sargent, 1997). De facto, se a fecundidade das fêmeas aumenta com o aumento do tamanho do corpo, estes factores em conjunto com o crescimento indeterminado permitem que as estas ao aumentarem o seu esforço alimentar e a conversão do alimento em ovos, aumentem a fecundidade.

Em espécies de vida curta, que somente vivem uma época de reprodução, não existe um compromisso entre o investimento presente e futuro na descendência. O investimento feito pelos indivíduos sobre a descendência presente deve reflectir-se directamente no valor do seu "*fitness*" (Lindström & Wennström, 1994)

No entanto, segundo Almada (1990) os custos dos cuidados parentais podem ser muito reduzidos. Os machos territoriais não aumentam os gastos energéticos associados à defesa quando estão a guardar ovos (Barlow, 1964; Baylis, 1981; Almada, 1990). Outro factor que reduz muito os custos de investimento é a possibilidade do macho cuidar de mais que uma postura. De facto, em 90% das espécies que exibem comportamentos parentais os machos continuam a acasalar enquanto cuidam da descendência (Barlow, 1964; Blumer, 1979; Gross & Sargent, 1985). O aumento do número de ovos não implica um aumento na mesma proporção dos custos parentais e aumenta a probabilidade destes sobreviverem (Almada, 1990).

Segundo Qasim (1957), os cuidados paternais estão relacionados com o aumento do "*fitness*" das fêmeas que está por sua vez dependente da oportunidade destas se alimentarem para produzirem mais ovos. O "*fitness*" dos machos depende, por um lado, da quantidade de fêmeas que eles conseguem atrair para desovar nos seus ninhos e, por outro, da sobrevivência desses ovos (Magnhagen, 1993).

## **Objectivos do trabalho**

Os principais objectivos deste trabalho são:

---

- Analisar de que forma a presença de ninhos ocupados influencia a distribuição espacial das fêmeas e dos machos sem ninho.

- Caracterizar a distribuição das actividades dos machos parentais relativamente às diferentes zonas do seu território.

- Analisar o tempo que os machos parentais permanecem nas diferentes zonas do seu território.

- Detectar as diferenças comportamentais entre machos com ninho, machos sem ninho e fêmeas.

---

## Material e Métodos

Este trabalho foi executado entre os meses de Abril e Julho de 1998, tendo sido utilizados 28 peixes da espécie *Pomatoschistus pictus* (13 machos e 15 fêmeas), capturados na costa da Arrábida. Os peixes foram divididos em 3 grupos (grupo 1: 5 machos e 4 fêmeas; grupo 2: 5 machos e 5 fêmeas; grupo 3: 3 machos e 6 fêmeas) e cada grupo foi mantido num aquário com cerca de 80 litros de capacidade (70cm x 40cm x 29cm). O fundo do aquário foi coberto com areia, areia de coral e com sedimento do local de captura. Neste substrato foram enterrados 6 mini vasos de barro com 5,5cm de diâmetro de abertura e 5cm de profundidade, que funcionaram como ninhos. A salinidade foi controlada de forma a obter um valor constante de 35 g/l, a temperatura variou entre 15°C e 21°C. A iluminação do aquário foi feita artificialmente, utilizando uma lâmpada fluorescente e foi estabelecido um fotoperíodo constante de 12 horas. Os peixes foram alimentados diariamente com berbigão (*Cerastoderma sp.*) e artémia (*Artemia sp.*) congelados.

As primeiras horas de observação (cerca de 12 horas) foram *ad libitum* (Altman, 1974; Martin & Bateson, 1986) e tiveram como objectivo a identificação individual dos peixes, feita a través das diferenças nos pontos da linha lateral e das duas barbatanas dorsais, assim como, a familiarização com o repertório comportamental desta espécie. Após este período foram realizadas observações animal-focal (Altmann, 1974; Martin & Bateson, 1986) contínuas de 15 minutos de duração, com uma base de tempo de 30 segundos. Durante estas observações foram registados os diferentes comportamentos (previamente codificados) e a localização do peixe que estava a ser observado. Sempre que este interagiu eram também registados os comportamentos e a identificação do indivíduo participante na interacção. No total foram realizadas 54 horas de observação focal. Para se poder registar a localização dos peixes procedeu-se a uma divisão imaginária do aquário, onde foram criadas 6 áreas na horizontal e 3 na vertical (Figura 1).

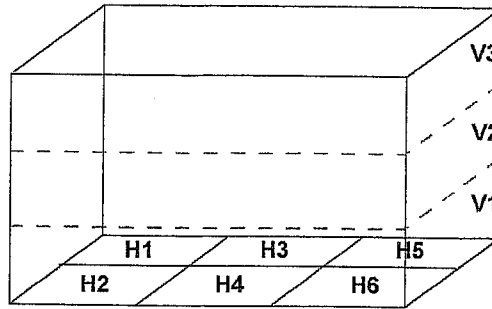


Fig. 1 – Divisão, horizontal e vertical, do aquário

Para o estudo da territorialidade foi dividida arbitrariamente a área à volta dos ninhos, considerando-se a existência de 3 círculos consecutivos (área 1, área 2 e área 3) separados por um raio de comprimento igual ao tamanho aproximado do corpo de um peixe (5cm) (Figura 2).

A localização dos vasos de barro que foram utilizados como ninhos em cada aquário encontra-se na figura 3.

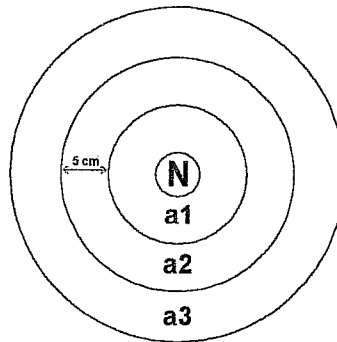
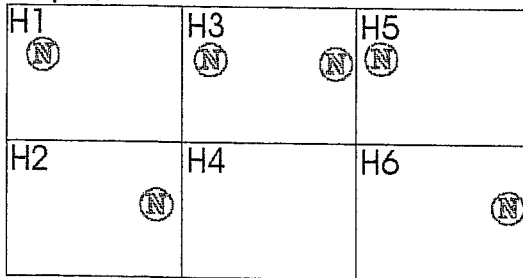
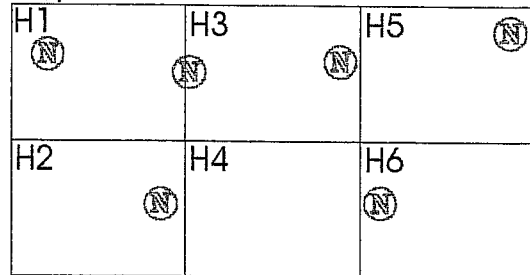


Fig. 2 – Divisão "imaginária" do território

Aquário 1



Aquário 2



Aquário 3

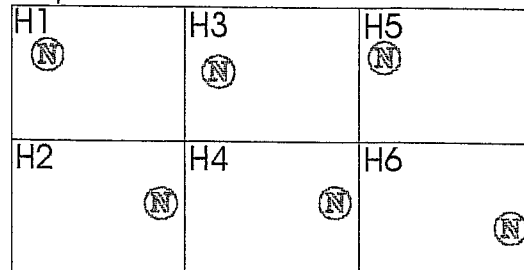


Fig. 3 – Distribuição dos ninhos pelas diferentes áreas de cada aquário.

---

Os comportamentos registados foram posteriormente agrupados nas seguintes categorias:

1) Deslocações: inclui comportamentos de natação e movimentos no substrato.

2) Imobilizações: quando o peixe está parado.

3) Agressão de baixa intensidade: um peixe orientado para outro peixe exhibe as barbatanas dorsais, estremece ou aproxima-se. Representa o nível mais baixo de agressão.

4) Agressão: quando um peixe se dirige a outro exibindo comportamentos de ameaça, perseguição ou investida.

5) Agressão de alta intensidade: inclui os comportamentos agressivos que implicam contacto, como por exemplo o ataque e expulsão.

6) Fuga à agressão: sempre que um animal evita interacções agonísticas, inclui comportamentos de fuga ou um simples afastamento.

7) Corte: quando o macho parental exhibe os comportamentos típicos de corte dirigidos à fêmea.

8) Patrulhamento: quando o peixe se desloca no seu território. Após estas deslocações de curta duração o macho volta para o ninho.

9) Cuidados parentais: inclui comportamentos como ventilação, limpeza do ninho, remoção de areia e esfregar o ventre no tecto do ninho.

10) Comportamentos de função incerta

No final das observações identificou-se o sexo de cada indivíduo à lupa através da observação da papila genital. Os peixes foram previamente anestesiados com Finquel (MS 222). Recolheram-se ainda os seguintes dados: peso do corpo e comprimento total.

No fim deste trabalho todos os peixes sobreviventes foram devolvidos ao mar.

### **Tratamento estatístico**

Na análise estatística dos resultados utilizou-se os seguintes programas: O programa Statistica for Windows (versão 4.5) para aplicação do teste Mann-

---

Whitney (Siegel, 1975). O programa de simulação estatística ACTUS (Estabrook & Estabrook, 1989). Este programa simula ao acaso 1000 tabelas com os mesmos totais de coluna e de linha da tabela original. Seguidamente, compara cada tabela simulada com a tabela original. Os valores inferiores a 50 são significativos ( $p < 0,05$ ). A significância do  $X^2$  é calculada através do número de vezes em que o valor de  $X^2$  das tabelas simuladas é maior ou igual ao da tabela original. Nos casos de haver valores maiores que 1000 utilizou-se uma versão modificada do programa anterior, TESTMAT, desenvolvida pelo Prof. Doutor Vitor Almada. Também foi utilizado o teste de aderência, programa ADERSIM (Almada & Oliveira, 1997).

## Resultados e Discussão

O estudo da territorialidade e da ocupação de espaço em laboratório traz sempre alguns problemas na interpretação dos resultados. Os ambientes de cativeiro acarretam sempre alguma falha de realismo relativamente a aspectos muito importantes como a restrição de espaço, o fornecimento de alimento e ausência de predadores (Hesthagen, 1980). A interpretação dos resultados neste trabalho, terá em conta este problema.

### Distribuição espacial

Após a aplicação do teste ADERSIM verificou-se que os machos parentais passam mais tempo nas áreas onde se situa o ninho, apresentando valores acima dos esperados (Tabelas 1.1-1.3). Esta permanência do macho parental na área junto ao ninho também foi descrito noutras espécies costeiras (e.g. Gibson, 1969; Santos, 1985; Almada, 1990; Gonçalves, 1997), em que a guarda e o cuidar dos ovos que se encontram no ninho estão a cargo do macho. Estes factores parecem ser a razão para esta baixa movimentação pelas diferentes áreas do aquário.

**Tabela 1.1** – Tempo em que cada peixe do aquário 1 passa nas diferentes áreas e análise estatística utilizando o teste ADERSIM . \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso. Os círculos representam as áreas que tinham ninhos ocupados.

♀ - Fêmeas; N♂ - Machos com ninho; ♂ - Machos sem ninho

Aquário 1

Ar. Px.	H1	H2	H3	H4	H5	H6	$\chi^2$	g.l.
♂ N	14	0 <sup>#</sup>	7 <sup>#</sup>	2 <sup>#</sup>	60,5*	11	161,4	5
♀	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	5 <sup>#</sup>	66,5*	0 <sup>#</sup>	25,5*	218,2	5
♂ N	14,5	16	47*	25	0 <sup>#</sup>	9,5 <sup>#</sup>	71,1	5
♀	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	3,5 <sup>#</sup>	17	3,5 <sup>#</sup>	51,5*	153,6	5
♀	17,5	51,5*	0 <sup>#</sup>	7,5 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	1,5 <sup>#</sup>	154,1	5
♀	0	0	1	4,5*	0	6,5*	19,8	5
♂ N	0,5 <sup>#</sup>	105*	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	520,9	5
♂ N	0 <sup>#</sup>	26*	25,5*	10,5	17	0,5 <sup>#</sup>	49,5	5
♂	0	0	3,5*	3,5*	0	0	13,4	5

**Tabela 1.2** – Tempo em que cada peixe do aquário 2 passa nas diferentes áreas e análise estatística utilizando o teste ADERSIM. \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso Os círculos representam as áreas que tinham ninhos ocupados.

♀ - Fêmeas; N♂ - Machos com ninho; ♂ - Machos sem ninho

Aquário 2

Ár. Px.	H1	H2	H3	H4	H5	H6	$\chi^2$	g.l.
♂	0 <sup>#</sup>	3	2	8,5*	6	11,5*	18,8	5
♀	8	7,5	0 <sup>#</sup>	15,5*	0 <sup>#</sup>	23*	44,8	5
♀	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	2	7,5*	16*	53,6	5
♀	10	32*	0 <sup>#</sup>	13,5	0 <sup>#</sup>	15	59,7	5
♀	1	0 <sup>#</sup>	0,5 <sup>#</sup>	8,5*	0,5 <sup>#</sup>	7*	23,5	5
♀	4,5	17,5*	9	21,5*	0,5 <sup>#</sup>	12,5	27,9	5
N♂	3	12	7,5	17,5*	7,5	21,5*	20,9	5
N♂	30*	3 <sup>#</sup>	12,5	6 <sup>#</sup>	28*	0,5 <sup>#</sup>	61,9	5
N♂	8	0 <sup>#</sup>	24*	11,5	12	14,5	27,0	5
N♂	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	45*	0 <sup>#</sup>	63*	0 <sup>#</sup>	255,0	5

**Tabela 1.3** – Tempo em que cada peixe do aquário 3 passa nas diferentes áreas e análise estatística utilizando o teste ADERSIM. \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso Os círculos representam as áreas que tinham ninhos ocupados.

♀ - Fêmeas; N♂ - Machos com ninho; ♂ - Machos sem ninho

Aquário 3

Ár. Px.	H1	H2	H3	H4	H5	H6	$\chi^2$	g.l.
♀	6 <sup>#</sup>	35*	3,5 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	30*	12	73,7	5
♀	10	20,5*	6,5	1,5 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	18*	40,0	5
♀	2 <sup>#</sup>	69*	2,5 <sup>#</sup>	2,5 <sup>#</sup>	0,5 <sup>#</sup>	9,5	240,0	5
♀	36,5*	22,5 <sup>#</sup>	6 <sup>#</sup>	2,5 <sup>#</sup>	1,5 <sup>#</sup>	15,5	63,9	5
N♂	78,5*	9 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	343,1	5
♀	0,5 <sup>#</sup>	62,5*	0 <sup>#</sup>	13	0 <sup>#</sup>	10,5	202,4	5
N♂	22	0 <sup>#</sup>	1 <sup>#</sup>	70,5*	0 <sup>#</sup>	0,5 <sup>#</sup>	258,0	5
♀	11	54*	1,5 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0,5 <sup>#</sup>	5 <sup>#</sup>	163,4	5
N♂	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	2 <sup>#</sup>	22*	1 <sup>#</sup>	42*	137,1	5

**Tabela 2.1** - Número de visitas de cada peixe do aquário 1 a cada uma das áreas e análise estatística utilizando o teste ADERSIM. \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso. Os círculos representam as áreas que tinham ninhos ocupados.

♀ - Fêmeas; N♂ - Machos com ninho; ♂ - Machos sem ninho

Aquário 1

Ar. Px.	H1	H2	H3	H4	H5	H6	$\chi^2$	g.l.
♂ N	45	1 <sup>#</sup>	14 <sup>#</sup>	11 <sup>#</sup>	169*	89*	378,9	5
♀	0 <sup>#</sup>	2 <sup>#</sup>	32	134*	2 <sup>#</sup>	82*	260,2	5
♂ N	21	12 <sup>#</sup>	31*	39*	3 <sup>#</sup>	20	39,5	5
♀	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	10 <sup>#</sup>	46*	4 <sup>#</sup>	119*	367,9	5
♀	75*	79*	5 <sup>#</sup>	29	2 <sup>#</sup>	12 <sup>#</sup>	182,4	5
♀	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	6 <sup>#</sup>	14	25*	31*	64,6	5
♂ N	252*	117*	0 <sup>#</sup>	2 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	878,1	5
♂ N	7 <sup>#</sup>	174*	200*	64 <sup>#</sup>	59 <sup>#</sup>	13 <sup>#</sup>	388,7	5
♂	0 <sup>#</sup>	2 <sup>#</sup>	45*	32*	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	152,3	5

**Tabela 2.2** - Número de visitas de cada peixe do aquário 2 a cada uma das áreas e análise estatística utilizando o teste ADERSIM. \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso. Os círculos representam as áreas que tinham ninhos ocupados.

♀ - Fêmeas; N♂ - Machos com ninho; ♂ - Machos sem ninho

Aquário 2

Ar. Px.	H1	H2	H3	H4	H5	H6	$\chi^2$	g.l.
♂	0 <sup>#</sup>	7	7	9	9	16*	16,5	5
♀	43*	46*	2 <sup>#</sup>	56*	0 <sup>#</sup>	47*	93,6	5
♀	11	6 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	11	25*	21*	37,1	5
♀	10 <sup>#</sup>	41*	0 <sup>#</sup>	62*	14 <sup>#</sup>	36*	99,0	5
♀	2 <sup>#</sup>	7	1 <sup>#</sup>	42*	4 <sup>#</sup>	11	107,8	5
♀	27 <sup>#</sup>	22 <sup>#</sup>	19 <sup>#</sup>	122*	24 <sup>#</sup>	53	178,9	5
♂ N	30 <sup>#</sup>	98*	40 <sup>#</sup>	59	12 <sup>#</sup>	82*	98,7	5
♂	5 <sup>#</sup>	5 <sup>#</sup>	13	20	32*	11	38,5	5
♂ N	26	69*	13 <sup>#</sup>	14 <sup>#</sup>	24	22	77,1	5
♂ N	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	59*	1 <sup>#</sup>	206*	2 <sup>#</sup>	753,4	5

**Tabela 2.3** - Número de visitas de cada peixe do aquário 3 a cada uma das áreas e análise estatística utilizando o teste ADERSIM. \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso. Os círculos representam as áreas que tinham ninhos ocupados.

♀ - Fêmeas; N♂ - Machos com ninho; ♂ - Machos sem ninho

Aquário   3  

Ar. Px.	H1	H2	H3	H4	H5	H6	$\chi^2$	g.l.
♀	61	191*	9 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	20 <sup>#</sup>	117*	421,3	5
♀	198*	135*	45 <sup>#</sup>	21 <sup>#</sup>	9 <sup>#</sup>	67	339,1	5
♀	16 <sup>#</sup>	170*	11 <sup>#</sup>	13 <sup>#</sup>	2 <sup>#</sup>	71*	448,2	5
♀	208*	96*	18 <sup>#</sup>	5 <sup>#</sup>	15 <sup>#</sup>	41 <sup>#</sup>	474,8	5
♂ N	586*	49 <sup>#</sup>	2 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	2.619,1	5
♀	9 <sup>#</sup>	319*	0 <sup>#</sup>	80	0 <sup>#</sup>	43 <sup>#</sup>	1.013,1	5
♂ N	89	3 <sup>#</sup>	5 <sup>#</sup>	383*	5 <sup>#</sup>	6 <sup>#</sup>	1.400,3	5
♀	51	232*	17 <sup>#</sup>	17 <sup>#</sup>	12 <sup>#</sup>	34 <sup>#</sup>	600,7	5
♂ N	8 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>	23 <sup>#</sup>	99	11 <sup>#</sup>	493*	1.758,6	5

O mesmo resultado foi obtido quando se analisa o número de visitas que cada macho parental faz às diferentes áreas do aquário (Tabelas 2.1-2.3). Verificou-se que o número de visitas que os machos parentais efectuaram às áreas que continham o seu território é superior aos valores esperados ao acaso.

Esta elevada quantidade de visitas que ocorrem nas áreas que contêm os ninhos, pode estar relacionada com saídas rápidas e de curtas distâncias efectuadas pelos machos territoriais. O macho parental quando deixa o ninho é, em geral, por pouco tempo. A defesa de um território restringe muito os movimentos dos peixes e este facto é ainda mais evidente nos machos territoriais que apresentam cuidados parentais (Gibson, 1988). Deslocações para zonas relativamente distantes do ninho poderão pôr em perigo a sobrevivência dos ovos e todo o investimento já feito.

Em meio natural, está descrito para outras espécies que a pouca mobilidade do macho territorial diminui as oportunidades deste se alimentar, o que tem como consequência a deterioração da condição física destes machos (Marraro & Nursall, 1981; Miller, 1984; Santos & Almada, 1988; Almada *et al.*, 1992; Gonçalves & Almada, 1997; Lindström, 1997). Para averiguar as

---

consequências da menor mobilidade de *P. pictus* seria necessário fazer um estudo sobre os ritmos alimentares do macho parental na dentro e fora da época de reprodução e analisar as diferenças dos factores de condição nestes dois períodos.

As áreas em que ao machos parentais não têm ninho apresentam um número de visitas e de tempo de permanência significativamente abaixo do esperado.

Estes dados sugerem que a distribuição espacial dos machos de *P. pictus* é assim influenciada pela distribuição dos ninhos. Este resultado está de acordo com um trabalho de Costello (1990) em meio natural, em que este autor afirma que a disponibilidade dos ninhos pode influenciar a distribuição e densidade destes peixes.

No entanto, a maior fixação dos machos com ninho a uma determinada área e a defesa de um território dentro dessa área parece não influenciar de modo significativo a distribuição das fêmeas no aquário, assim como o tempo que estas permanecem nas diferentes áreas. Verifica-se que os machos com ninho e as fêmeas apresentam padrões de ocupação do espaço semelhantes quando se compara os valores de  $X^2$  obtidos com o programa ADERSIM (Mann Whitney test:  $Z=-1,3$ ;  $p>0,05$ ).

Analisando cada aquário separadamente, existem algumas tendências da influência dos territórios na distribuição das fêmeas. O aquário 2 era o único que tinha 2 ninhos na mesma área (área 3). O número de visitas efectuadas pelas fêmeas a esta área foi menor do que o esperado, assim como o tempo que estas permanecem nesta área.

No aquário 1 verificou-se que todas as fêmeas excepto uma visitam significativamente menos as áreas 1 e 2 do que o esperado. Estas áreas contêm ninhos com uma ocupação consistente durante todas as observações. Estas fêmeas podiam ser observadas frequentemente na área 4 ou em áreas que tinham ninhos quase sempre desocupados. O facto de não se verificar uma possível influência dos territórios na distribuição das fêmeas pode ser devido a uma ocupação inconstante dos ninhos. Durante o período de observação (Abril a Julho) os machos parentais ocuparam mais que um ninho, mas nunca ocuparam dois ninhos em simultâneo. Esta mudanças de ninho foram, também, observadas na espécie *Malacoctenus hubbsi* (Labrisomidae),

---

em que os machos deixam os seus territórios dentro de 3 dias se não tiverem atraído e acasalado com uma fêmea (Petersen, 1988). Num futuro trabalho a realizar em meio natural, seria interessante tentar esclarecer o porquê destas mudanças, verificar se elas estão relacionadas com o insucesso reprodutor e, em caso afirmativo, descobrir quais os factores que mais atraem as fêmeas desta espécie, e ainda, perceber quais as razões que levam os machos a não escolherem logo o melhor ninho (o ninho maior, melhor localização, maior protecção), ou se estão relacionadas com o ambiente instável em que estes peixes nidificam (substratos moles).

Comparando os valores de  $X^2$ , obtidos com o programa ADERSIM, dos machos com ninho e dos machos sem ninho, indicadores da proximidade dos valores esperados aos observados, verificou-se que o número de ocorrências dos machos com ninho nas diferentes áreas difere significativamente da dos machos sem ninho (Mann Whitney test:  $z=-2,03$ ;  $p < 0,05$ ). Os machos sem ninho têm uma distribuição mais equitativa nas diferentes áreas do que os machos com ninho.

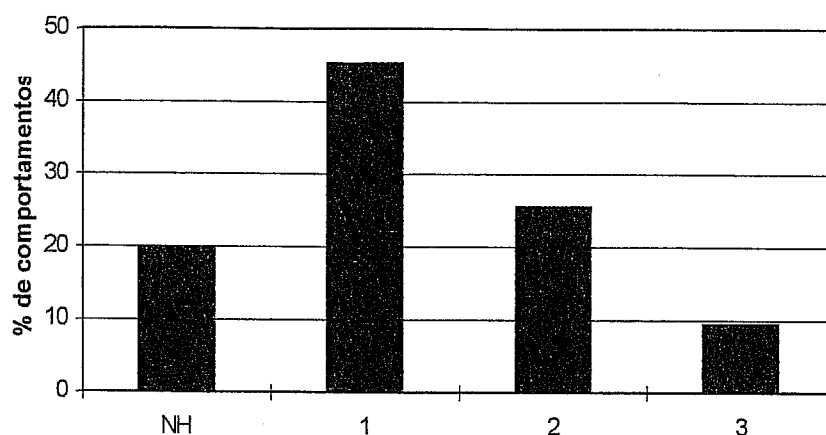
O mesmo se verifica relativamente ao tempo passado em cada uma das áreas. Os machos com ninho permanecem significativamente mais tempo em determinadas áreas do que os machos sem ninho (Mann Whitney test:  $z=-2,03$ ;  $p < 0,05$ ). Estes últimos apresentam um tempo de ocupação semelhante em todas as áreas.

### **Distribuição das actividades dos machos parentais**

Quando analisamos a actividade total dos machos parentais verifica-se, de um modo geral, que as frequências dos padrões de actividade nesta espécie decrescem à medida que aumenta a distância ao ninho (Figura 4).

Estes resultados também foram observados em alguns estudos realizados em meio natural, com as espécies *Parablennius sanguinolentus* (Santos 1985), *Lipophrys pholis* (Almada et al., 1992; Gonçalves, 1997; Gonçalves & Almada, 1998), *Coryphoblennius galerita*, *Salaria pavo*, *Tripterygion delaisi* e *Parablennius pilicornis* (Gonçalves, 1997; Gonçalves &

Almada, 1998) em que o padrão de actividade dos peixes era caracterizado por um decréscimo das frequências com o aumento da distância ao ninho.



**Figura 4** – Percentagem da actividade total exibida pelos machos parentais nas diferentes áreas do território.

A baixa frequência de actividades na área 3, a mais afastada do ninho, pode estar relacionada com a proximidade dos ninhos no aquário, existindo casos em que parte da área 3 de dois ninhos se encontram sobrepostas.

**Tabela 3** – Análise estatística ao número de total de comportamentos executados pelos machos parentais nas diferentes zonas do território (ADERIM). \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso.

	NH	1	2	3
Actividade Total	323 <sup>#</sup>	737 <sup>*</sup>	415	154 <sup>#</sup>

ADERSIM:  $X^2=442,1$  g.l.=3

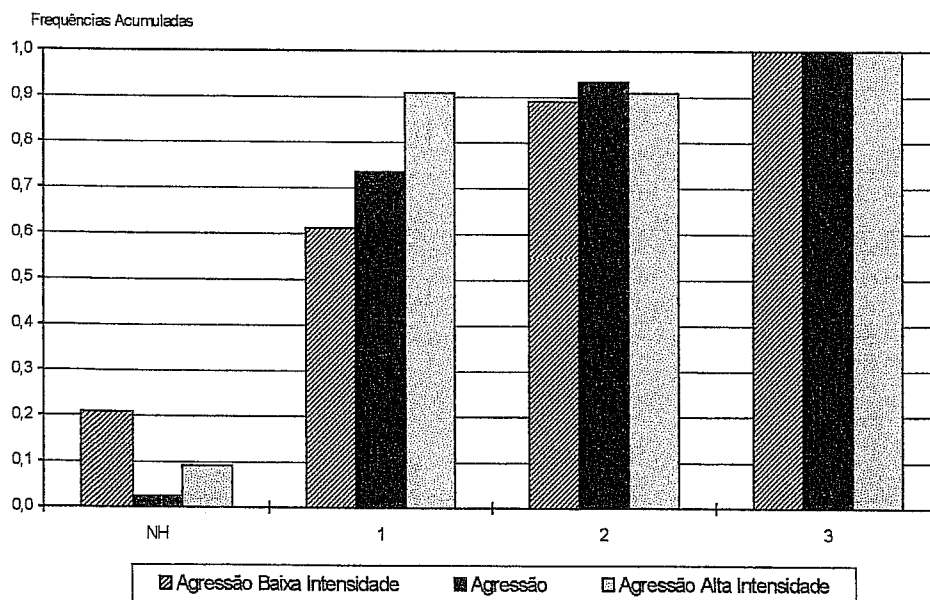
*P. pictus* concentra a maior parte das suas actividades na área 1 (45%), a área mais próxima do ninho. Nesta área o número de comportamentos

observados foram significativamente superiores ao esperado ao acaso (Tabela 3).

Estes resultados, indicam que é na área mais próxima do ninho que se desenrolam o maior número de actividades do macho parental. Outros autores observaram um padrão semelhante: *Ophioblennius atlanticus* (Nursall, 1981); *Parablennius pilicornis* (Almada *et al.*, 1987); *Lipophrys pholis* (Almada *et al.*, 1992).

Esta maior actividade junto ao ninho parece estar relacionada com a defesa deste, como se pode verificar na análise da figura 5 que representa a distribuição das actividades agonísticas dos machos parentais nas várias zonas do seu território.

A área 1 é a mais activamente defendida, verificando-se que até esta zona o peixe executa 90% dos comportamentos pertencentes à categoria de comportamento “agressão de alta intensidade”, mais de 70% dos comportamentos pertencem à categoria “agressão” e 60% dos comportamentos considerados como “agressão de baixa intensidade”.



**Figura 5** – Distribuição espacial das actividades agonísticas de diferentes níveis de intensidade realizadas pelos machos parentais.

A defesa activa da área mais próxima do ninho parece ter a função de expulsar intrusos, que possam por em perigo a sobrevivência dos ovos e/ou tentar apropriar-se do ninho, visto que os comportamentos da categoria de agressão, que inclui ameaça e perseguição, ocorreram na área 1 mais do que o esperado ao acaso (Tabela 4).

**Tabela 4** – Análise estatística ao número de comportamentos dos machos parentais que ocorreram nas diferentes áreas dos seus territórios (ACTUS). \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso.

	NH	1	2	3
<b>Agressão Baixa Intensidade</b>	112	216 <sup>#</sup>	148	59
<b>Agressão</b>	1 <sup>#</sup>	32*	9	3
<b>Agressão Alta Intensidade</b>	1	9	0 <sup>#</sup>	1
<b>Cor</b>	189*	21 <sup>#</sup>	8 <sup>#</sup>	4 <sup>#</sup>
<b>Corte</b>	10*	1 <sup>#</sup>	3	2
<b>Patrulhamento</b>	0 <sup>#</sup>	448*	247*	78

ACTUS:  $\chi^2=848,4$  g.l.=15

Para além disso, é nesta zona que ocorre o maior número de comportamentos de agressão de alta intensidade (embora a diferença não seja significativa devido ao reduzido número destes comportamentos). Estes comportamentos implicam contacto físico entre os indivíduos, e o macho parental pode mesmo ter que reagir a tentativas de expulsão do ninho. Almada *et al.* (1992) num estudo efectuado em *Lipophrys pholis* refere que a maior actividade na área junto ao ninho para além de ter uma função de defesa, tem também a função de minimizar as tentativas de alimentação por parte dos conspécíficos à volta do ninho.

É interessante verificar que à medida que a distância ao ninho aumenta, a intensidade e a quantidade dos comportamentos agonísticos diminuem. Este resultado também foi descrito nas mais variadas espécies de blenídeos, em que as agressões territoriais se caracterizam por uma intensidade máxima no centro do território que vai decrescendo para a periferia (Almada *et al.*, 1983; Santos, 1985).

---

Esta progressiva diminuição da intensidade e o número de agressões à medida que se afasta do ninho, sugere que o macho apenas se envolve em comportamentos de elevada intensidade e que implicam elevados custos energéticos quando os intrusos se aproximam demasiado.

Nas zonas mais distantes do ninho o macho exhibe um menor número de comportamentos agonísticos, e os que executa são geralmente de baixa intensidade, ou seja requerem menos energia. A defesa do território parece ser feita de modo a que o macho parental poupe o máximo de energia.

Quando se analisa a frequência de patrulhamento verifica-se que as áreas 1 e 2 têm frequências significativamente maiores do que o esperado ao acaso (Tabela 4) indicando, mais uma vez, que a área adjacente ao ninho é a mais activamente defendida e vigiada (Figura 6).

*P. pictus* quando envolvido em interacções agonísticas ou sexuais apresenta uma coloração negra nas faces e nos limites das barbatanas. Esta coloração é significativamente mais frequente no ninho (Tabela 4), diminuindo a sua frequência à medida que a distância ao ninho aumenta (Figura 6). Este padrão de coloração facial está associado de forma consistente ao comportamento de corte efectuado pelos machos já dentro dos ninhos, tentando “encorajar” as fêmeas a entrar. Para além deste contexto, esta coloração também aparece sempre que o macho está dentro do ninho e se verifica uma aproximação de um outro peixe. Esta coloração parece ser um sinal agonístico bem visível.

Perante estes resultados, a coloração facial parece um bom indicador das actividades do macho dentro do ninho. O facto desta coloração estar fortemente associada a comportamentos agonísticos e de corte pode indicar que os machos quando estão no ninho, para além de se ocuparem com os cuidados parentais, estão também a defender o ninho, a fazer uma vigilância apertada, e a tentar atrair as fêmeas.

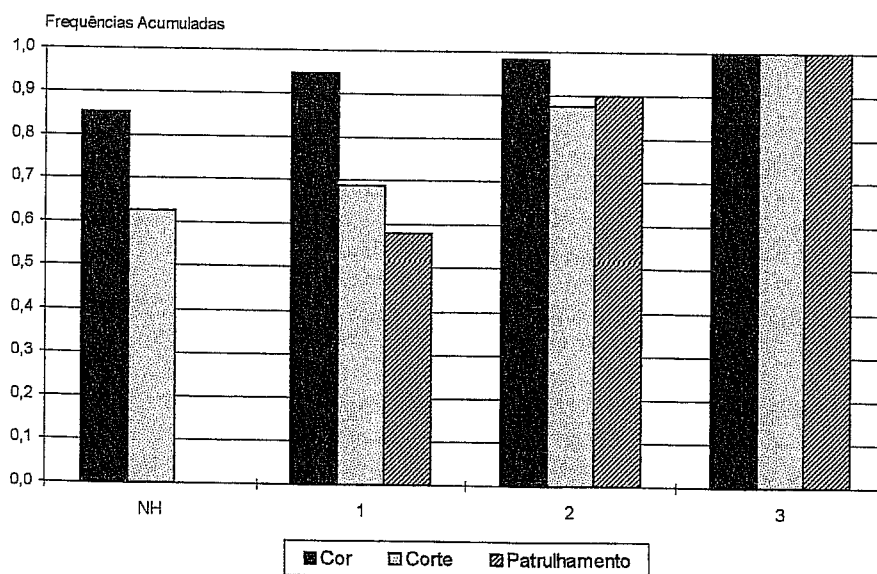
O facto da maior parte das actividades dos machos parentais estarem restringidas ao ninho ou à área mais próxima deste e sofrerem um decréscimo à medida que a distância ao ninho aumenta vai ao encontro do que se encontra descrito para os machos territoriais de outras espécies de peixes litorais. A defesa de um território e a realização de cuidados parentais restringem os movimentos dos indivíduos. Esta permanência junto do ninho pode estar

relacionada não só com a defesa e guarda dos ovos, mas também funcionar como uma forma de conservar energia, reduzindo assim os custos impostos pelos cuidados parentais como foi sugerido por Gonçalves e Almada (1998), num estudo efectuado em blenióides.

Forsgren e Magnhagen (1993) sugerem que os machos parentais de *Pomatoschistus minutus* ao passarem muito tempo dentro dos ninhos diminuem os riscos de predação, pois reduzem o tempo da sua exposição. Marrano e Nursall (1981) sugerem ainda que, em meio natural, o facto do macho de *Ophioblennius atlanticus* permanecer junto ao ninho é importante para a detecção dos machos reprodutivos por parte das fêmeas.

Verifica-se que a maioria dos comportamentos de corte ocorrem dentro do ninho (Figura 6). O macho parental raramente abandona o território e quando o faz é por pouco tempo. O machos sai do ninho e tenta atrair a fêmea para o território e quando esta se encontra suficientemente próxima o machos parentais exibem comportamentos de corte dentro do ninho.

As diferenças individuais nas diferentes categorias comportamentais podem ser observadas no gráficos do Anexo I.



**Figura 6** – Distribuição dos comportamentos de corte, patrulhamento e coloração nas diferentes áreas do território.

## Distribuição de tempo nas diferentes áreas do território

O Figura 7 representa o tempo total que os machos parentais passam dentro do ninho e nas áreas adjacentes, pertencentes ao seu território (as variações individuais podem ser observadas no Anexo II). O tempo foi obtido pela soma do número de períodos de 30 segundos inteiros que um peixe permanecia numa dada área.

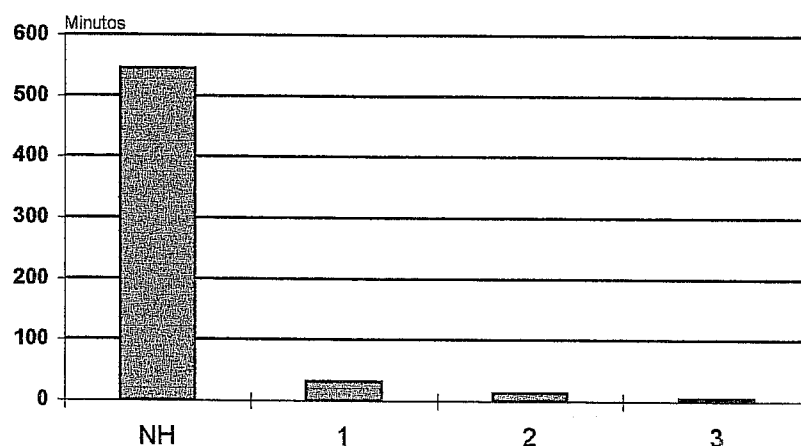


Figura 7 – Tempo passado pelos machos parentais nas diferentes áreas do território.

Tabela 5 – Análise estatística ao tempo passado pelos machos parentais nas diferentes áreas do território (ADERSIM)0. \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso.

	NH	1	2	3
Tempo	545,5 <sup>#</sup>	32 <sup>*</sup>	12,5 <sup>*</sup>	4 <sup>*</sup>

ADERSIM:  $X^2=1417,9$  g.L=3

Verifica-se que os machos parentais passam significativamente mais tempo dentro do ninho do que o esperado ao acaso (Tabela 5). Estudos com outras espécies territoriais que apresentam cuidados parentais exclusivamente masculinos revelam que estes machos passam a maior parte do tempo nos

---

ninhos (e.g. Nursal, 1977; Marraro & Nursall, 1981; Santos, 1985; Almada *et al.*, 1992, 1994; Gonçalves, 1997).

A permanência dos machos nas áreas adjacentes ao ninho diminui à medida que nos afastamos destes. O tempo que o macho permanece fora do ninho nas áreas 1, 2 e 3 mais baixo do que o esperado ao acaso (Tabela 5).

Durante o tempo que o macho permanece no ninho ocupa-se essencialmente em actividades ligadas aos cuidados parentais (ver Tabela 6). A ventilação dos ovos com as barbatanas peitorais e com a caudal é o comportamento mais observado. Este comportamento é particularmente importante em espécies que vivem em águas que permanecem estagnadas ou em que, por outras razões, a concentração de oxigénio se torna muito baixa (Santos, 1985).

Em meio natural, o habitat preferencial da espécie *P. pictus* são os fundos arenosos e sem correntes (Wilkins & Myers 1992). Este último factor associado a uma localização do ninho pouco profunda, pode conduzir a um aumento de temperatura e conseqüentemente a uma diminuição de oxigénio dentro do ninho. Neste caso, o macho parental terá de passar a maior parte do tempo no ninho ventilando os ovos, a fim de garantir a sua sobrevivência. No entanto, esta espécie é encontrada em habitats onde existem correntes o que poderá ser um indicador de que a principal função deste comportamento nesta espécie não é a oxigenação dos ovos.

A necessidade de ventilar frequentemente os ovos parece estar também associada ao facto da relação superfície/volume dos ovos ser pequena, tornando a trocas gasosas mais difíceis, o que obriga a uma maior oxigenação (Almada *et al.*, 1987),.

A ventilação para além de promover a circulação de oxigénio através da massa de ovos, remove o dióxido de carbono e remove possíveis detritos que se acumulam sobre os ovos (Almada, 1990) garantindo assim uma limpeza eficaz.

Para além da ventilação, o macho parental também guarda e defende o ninho, remove detritos e inspecciona e limpa os ovos regularmente.

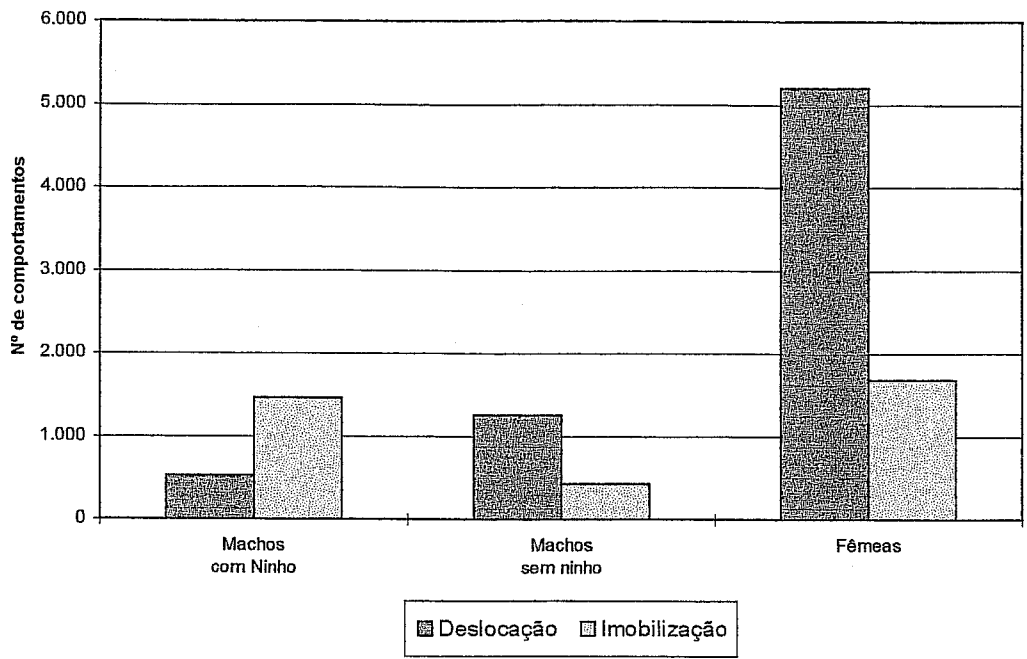
## Diferenças comportamentais entre os machos com ninho, machos sem ninho e fêmeas.

Ao analisar as diferenças comportamentais entre machos com ninho, machos sem ninho e fêmeas, verifica-se que os machos parentais se deslocam menos que o esperado ao acaso, enquanto que as fêmeas e os machos sem ninho deslocam-se mais (Tabela 6). Observando a Figura 8 verifica-se ainda que as fêmeas têm índices de deslocação muito elevados comparativamente com os machos. Este resultado está de acordo com os resultados obtidos na análise da distribuição de tempo dos machos parentais no território. O macho territorial passa a maior parte do tempo dentro do ninho, reduzindo assim as suas de deslocações.

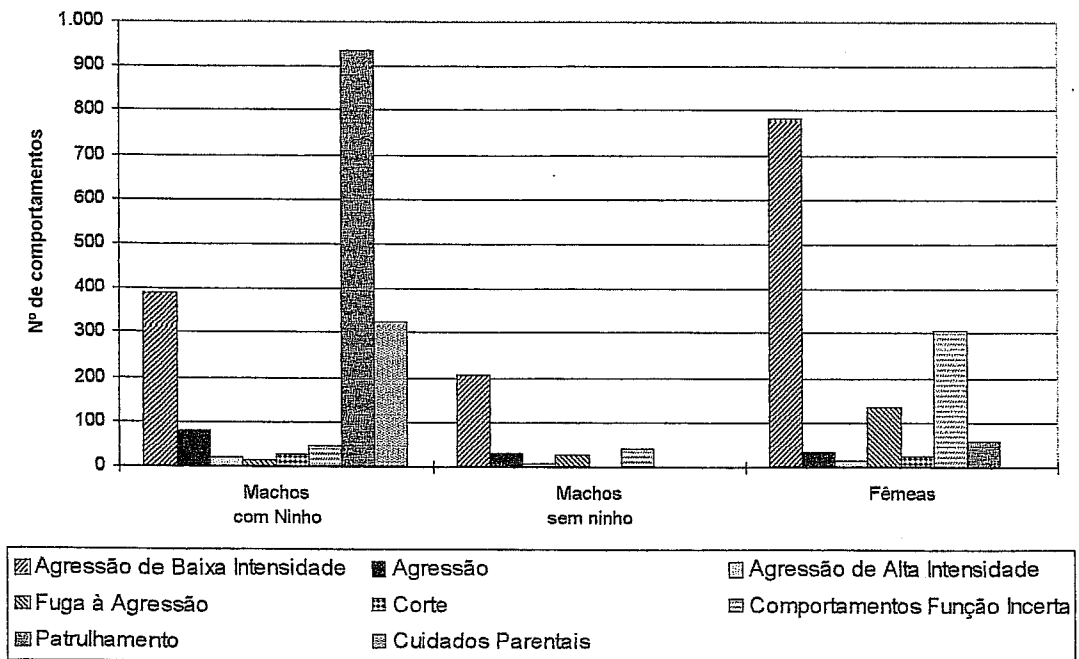
**Tabela 6** – Número de ocorrências das diferentes categorias de comportamento nos machos com ninho, machos sem ninho e fêmeas e análise estatística utilizando o teste ADERSIM. \* indicam valores que ocorreram significativamente acima do esperado ao acaso; # indicam valores que ocorreram significativamente abaixo do esperado ao acaso.

<b>Categorias</b>	<b>Machos com Ninho</b>	<b>Machos sem ninho</b>	<b>Fêmeas</b>
<b>Deslocação</b>	521 <sup>#</sup>	1256 <sup>*</sup>	5198 <sup>*</sup>
<b>Imobilização</b>	1455 <sup>*</sup>	423 <sup>#</sup>	1.680 <sup>#</sup>
<b>Agressão de Baixa Intensidade</b>	389	204	781
<b>Agressão</b>	81 <sup>*</sup>	29 <sup>*</sup>	32 <sup>#</sup>
<b>Agressão de Alta Intensidade</b>	18 <sup>*</sup>	5	12 <sup>#</sup>
<b>Fuga à Agressão</b>	13 <sup>#</sup>	26	134 <sup>*</sup>
<b>Corte</b>	26 <sup>*</sup>	0 <sup>#</sup>	23
<b>Comportamentos de Função Incerta</b>	45 <sup>#</sup>	37 <sup>#</sup>	306 <sup>*</sup>
<b>Patrulhamento</b>	934 <sup>*</sup>	0 <sup>#</sup>	58 <sup>#</sup>
<b>Cuidados Parentais</b>	323 <sup>*</sup>	0 <sup>#</sup>	0 <sup>#</sup>

ADERSIM:  $X^2=579,8$  g.l.=3



**Figura 8** –. Número de ocorrências das categorias de comportamento deslocação e imobilização em machos com ninho, machos sem ninho e fêmeas.



**Figura 9** –. Número de ocorrências das diferentes categorias de comportamento em machos com ninho, machos sem ninho e fêmeas.

---

Estas diferenças de mobilidade também foram observadas em estudos realizado em blenídeos (Santos *et al.*, 1989; Gonçalves, 1997; Almada & Gonçalves, 1998). De facto, as fêmeas apresentam maior deslocação espacial que os machos durante a época reprodutiva, o que pode ter a ver com os diferentes papéis que os dois sexos têm ao longo deste período.

Segundo Santos *et al.* (1989) e Almada (1990) a maior mobilidade verificada nas fêmeas pode estar relacionada com a necessidade destas se alimentarem mais para produzirem mais ovos durante toda a época reprodutiva.

Outro factor que contribui para uma deslocação mais activa por parte das fêmeas é a procura de ninhos para desovar (Santos *et al.*, 1989; Almada, 1990; Forsgren & Magnhagen, 1993), enquanto que o macho passa a maior parte do tempo no ninho comprometido nos cuidados parentais, saindo só por pequenos instantes.

Para esclarecer o porquê desta maior mobilidade nas fêmeas desta espécie era necessário fazer uma investigação, em meio natural, e verificar se nas suas deslocações as fêmeas se alimentam mais e se esse alimento era convertido em ovos.

Verifica-se ainda, como já foi referido, que os machos sem ninho também apresentam um valor de deslocações maior do que esperado ao acaso (Tabela 6) e que o número de imobilizações é menor do que esperado ao acaso, tal como acontece com as fêmeas.

Estas semelhanças comportamentais, adicionadas ao facto dos machos sem ninho nunca se envolveram em comportamentos de corte (Figura 9), permitem pensar num futuro trabalho que investigue se esta espécie exhibe táticas reprodutivas alternativas, em que os machos tomam o ninho de outros machos ou imitam o comportamento das fêmeas e entram no ninho para fertilizar ovos. Estes tipo táticas reprodutivas alternativas foi descrito em diversas espécies de peixes territoriais incluindo gobídeos (*e.g.* Wirtz, 1978; Miller, 1984; Santos, 1985b; Côté & Hunt, 1989; Magnhagen & Kvarnemo, 1989; Magnhagen, 1992; 1995; Gonçalves *et al.*, 1996) (para uma revisão ver Taborsky, 1994).

Tanto nos machos com ninho como nos machos sem ninho as agressões são mais frequentes do que seria de esperar ao acaso. As fêmeas

---

apresentam níveis de agressividade menores do que o esperado ao acaso durante o período de observação (Tabela 6; Figura 9).

Quando se analisam as interações agonísticas de intensidade mais elevada (agressão de alta intensidade) verifica-se que só os machos parentais apresentam um número de ocorrências maior que o esperado ao acaso (Tabela 6;). Os machos parentais defendem activamente os seus ninhos, mostrando-se mais agressivos perante os intrusos.

Este comportamento mais agressivo dos machos parentais reflecte-se também quando analisamos a categoria “fuga à agressão”, onde os machos com ninho apresentam valores mais baixos que os esperados (Tabela 6; Figura 9). Esta categoria inclui comportamentos de que evitam o envolvimento em interações agonísticas. Deste modo, os machos parentais são mais agressivos que os machos sem ninho, enfrentando, na maioria das vezes, as situações de conflito.

---

## Considerações Finais

Neste trabalho pretendeu-se caracterizar os comportamentos e a dinâmica territorial dos machos parentais da espécie *Pomatoschistus pictus* e detectar a influência da territorialidade no comportamento e distribuição espacial das fêmeas e machos sem ninho.

Os machos territoriais ocupam ninhos e defendem um território de pequeno tamanho. Estes machos territoriais passam a maior parte do tempo dentro dos ninhos, ocupados em actividades como a limpeza dos ovos, a ventilação e defesa do ninho. Esta estratégia territorial e os cuidados parentais têm como consequência a diminuição das deslocações efectuadas por estes machos. A maioria das actividades dos machos parentais ocorrem na área mais próxima do ninho. É nesta zona do território que os machos se mostram menos tolerantes à presença, e/ou simplesmente passagem, de intrusos.

Os comportamentos agressivos demonstrados pelo macho territorial diminuem em quantidade e intensidade à medida que a distância ao ninho aumenta. De facto, o conjunto das actividades dos machos parentais sofre um decréscimo do ninho para a periferia. Verificou-se também, que os machos com ninho se comportam de uma forma mais agressiva do que os machos sem ninho.

A existência nos territórios de zonas de actividade mais reduzida e com níveis de intensidade de agressividade mais baixos, pode ter grande importância na estabilização das interacções sociais. O macho parental nestas zonas tem a "oportunidade" de defender o seu ninho (zona mais central do seu território) através de comportamentos que requerem um gasto de energia menor, como por exemplo as agressões de baixa intensidade.

Não ficou claro neste trabalho de que forma os territórios influenciam a distribuição espacial das fêmeas, visto que os resultados obtidos não foram significativos. No entanto, mostraram algumas tendências de que a presença dos territórios pode influenciar a utilização de espaço por parte das fêmeas. Essas influencias foram detectadas ao verificar-se que as fêmeas visitam menos as áreas que apresentam dois ninhos ou que têm ninhos com uma

---

ocupação consistente. Por outro lado, o número de visita das fêmeas é mais elevado em áreas que os ninhos estão quase sempre desocupados.

As fêmeas deslocam-se muito mais e apresentam um menor grau de imobilização do que os machos parentais. Estas diferenças no comportamento podem estar relacionadas com diferentes papéis desempenhados por cada um dos sexos durante a época reprodutiva.

Os machos sem ninho apresentam padrões de ocupação de espaço muito diferentes dos que se verificam nos machos com ninho. Os machos sem ninho distribuem-se de uma forma mais equitativa pelo aquário. O seu comportamento tem características semelhantes às fêmeas, sendo no entanto mais agressivos.

Nos aspectos comportamentais analisados a espécie *P. pictus* parece apresentar um comportamento territorial semelhante ao de outras espécies de peixes de pequeno tamanho que habitam o litoral.

Este trabalho revelou tópicos que podem sugerir alguns trabalhos futuros: a) perceber as razões que conduzem à mudança de ninho durante a época reprodutiva, verificar se estas estão relacionadas com o insucesso reprodutor e em caso afirmativo descobrir quais os factores que mais atraem as fêmeas desta espécie; b) estudar, em meio natural, se a maior deslocação apresentada pelas fêmeas de *Pomatoschistus pictus* estão relacionadas com taxas de alimentação mais elevadas e se esse alimento é convertido em ovos; c) investigar se esta espécie exhibe tácticas reprodutivas alternativas semelhantes às descritas para outras espécie de gobídeos.

---

## Bibliografia

Almada, V. C. (1990). *Etologia da Reprodução e Cuidados Parentais nos Peixes Ósseos - Contributos para uma Abordagem Filogenética e Ecológica*. Lisboa, Universidade de Lisboa: 376.

Almada, V. C., J. Dores, et al. (1983). "Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae)." Memórias do Museu do Mar - Série Zoológica 2(24): 1-166.

Almada, V. C., G. Garcia, et al. (1987). "Padrões de actividade e estrutura dos territórios dos machos parentais de *Parablennius pilicornis* Cuvier (Pisces: Blenniidae) da costa portuguesa." Análise Psicológica 2(V): 261-280.

Almada, V. C., E. J. Gonçalves, et al. (1992). "Some features of the territories in the breeding males of the intertidal blenny *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae)." Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 72: 187-197.

Almada, V. C., E. J. Gonçalves, et al. (1994). "Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce." Journal of Fish Biology 45: 819-830.

Almada, V. C. and R. F. d. Oliveira. (1997). "Sobre uso de estatística de simulação em estudos de comportamento." Análise Psicológica 1: 97-109.

Altmann, J. (1974). "Observational study of behavior. Sampling methods." Behaviour 49: 227-265.

Barlow, G. W. (1964). "Ethology of asian teleost, *Badis badis*. V. Dynamics of fanning and other parental activities, with comments on the behaviour of larvae and postlarvae." Zeitschrift für Tierpsychologie 21: 65-85.

Barlow, G. W. (1974). "Hexagonal territories." Animal Behaviour 22: 876-878.

Barlow, G. W. (1981). "Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes." Environmental Biology of Fishes 6(1): 65-68.

Barlow, G. W. (1984). "Patterns of monogamy among teleost fishes." Archiv für Fischerei Wissenschaft 35(1): 75-123.

Baylis, J. R. (1978). "Paternal behaviour in fishes: a question of investment, timing or rate?" Nature 276: 738.

Baylis, J. R. (1981). "The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection." Environmental Biology of Fishes 6(2): 223-251.

Blumer, L. S. (1979). "Male parental care in the bony fishes." Quarterly Review of Biology 54: 149-161.

Blumer, L. S. (1982). "A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care." Zoological Journal of the Linnean Society 75: 1-22.

---

Brillet, C. (1975). "Relations entre territoire et comportement agressif chez *Periophthalmus sobrinus* Eggert (Pisces, Periophthalmidae) au laboratoire et en milieu naturel." Zeitschrift für Tierpsychologie **39**: 283-331.

Clutton-Brock, T. H. (1991). The Evolution of Parental Care. Princeton University Press.

Cole, K. S. (1981). "Male reproductive behaviour and spawning in a temperate zone goby, *Coryphopterus nicholsi*". Canadian Journal of Zoology **60**: 2309-2316.

Côté, I. M. and W. Hunte (1989). "Self-monitoring of reproductive success: nest switching in the redlip blenny (Pisces: Blenniidae)". Behavioral Ecology and Sociobiology **24**: 403-408.

Costello, M. J. (1992). "Abundance and spatial overlap of gobies (Gobiidae) in Lough Hyne, Ireland." Environmental Biology of Fishes **33**: 239-248.

Covich, A. P. (1976). "Analyzing shapes of foraging areas: some ecological and economic theories. Annual Review of Ecology and Systematics **7**: 235-257.

Edlund, A.-M., G. Sundmark, et al. (1980). "The identification of *Pomatoschistus pictus*, *P. microps*, and *P. minutus* (Gobiidae, Pisces)." Sarsia **65**: 239-242.

Estabrook, C. B. and G. F. Estabrook (1989). "ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables." Historical Methods **22**: 5-8.

Fishelson, L. (1989). "Bisexuality and pedogenesis in gobies (Gobiidae: Teleostei) and other fish, or, why so many little fish in tropical seas?" Senckenbergiana Maritima **20**(3/4): 147-169.

Fonds, M. (1973). "Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces)." Netherlands Journal of Sea Research **6**(4): 417-478.

Forsgren, E. (1992). "Predation risk affects mate choice in a gobiid fish." American Naturalist **140**(6): 1041-1049.

Forsgren, E. 1995. "Sexual selection in sand goby, *Pomatoschistus minutus*." UPPSALA University.

Forsgren, E. and C. Magnhagen (1993). "Conflicting demands in sand gobies: Predators influence reproductive behavior". Behaviour **126**: 125-135.

Gibson, R. N. (1967). "Experiments on the tidal rhythm of *Blennius pholis*." Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **47**: 97-111.

Gibson, R. N. (1969). "The food and feeding relationships of littoral fish in the Banyuls region." Vie Milieu **19**: 447-456.

Gibson, R. N. (1988). Patterns of movement in intertidal fishes. Behavioral Adaptation to Intertidal Life. G. Chelazzi and M. Vannini. New York, Plenum. **151**: 55-63.

Goodenough, J., McGuire, B. & Wallace, R. 1993. "Perspectives on animal behavior". John Wiley & Sons, Inc., New York.

Goodenough, J. and C. McGuire et al. (1993). Perspectives on animal behavior. John Wiley & Sons, Inc., New York.

---

Gonçalves, E. J. (1997). Etologia, Ecologia e Biologia da Reprodução de Bleniíodes (Teleostei, Blennioidei). Lisboa, Universidade de Lisboa: 142.

Gonçalves, E. J., V. C. Almada, et al. (1996). "Female mimicry as a mating tactic in males of the blennioid fish *Salaria pavo*." Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **76**: 529-538.

Gonçalves, E. J., V. C. Almada (1997). "Sex differences in resource utilization by Peacock Blenny." Journal of Fish Biology **51**: 624-633.

Gonçalves, E. J. and V. C. Almada (1998). "A comparative study of territoriality in intertidal and subtidal blennioids (Teleostei, Blennioidei)." Environmental Biology of Fishes **51**(3): 257-264.

Grant, J. R. (1968). "Polyhedral territories of animals." American Nature **102**: 75-80.

Grant, J. R. (1997). "Territoriality". In Jean-Guy & J. Godin (eds.), Behavioural Ecology of Teleost Fishes. Oxford University Press.

Gross, M. R. and R. C. Sargent (1985). "The evolution of male and female parental care in fishes." American Zoologist **25**: 807-822.

Guitel, F. (1892). "Observations sur les moeurs du *Gobius minutus*." Archs Zool.exp. gén **1982**:199-550.

Hesthagen, I. H. (1980). "Locomotor activity in the painted goby, *Pomatoschistus pictus* (Malm) (Pisces), in relation to light intensity." Sarsia **65**: 13-18.

Heymer, A. C. And C. D. Zander (1975). "Morphologische und Okologische Untersuchungen an *Blennius Rouxi* Cocco 1833 (Pisces Perciformes, Blenniidae)". Vie Milieu **25**: 311-333.

Lebour, M. L. (1920). "The eggs of *Gobius minutus*, *pictus* and *microps*." Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **12**: 253-260.

Lindstrom, K. (1992). "The effect of resource holding potential, nest size and information about resource quality on the outcome of intruder-owner conflicts in the sand goby". Behavioral Ecology and Sociobiology **30**: 53-58.

Lindström, K. (1997). "Energetic constraints on mating performance in the sand goby." Behavioral Ecology **9**(3): 297-300.

Lindström, K. and C. Wennström (1994). "Expected future reproductive success and paternal behaviour in the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pisces, Gobiidae)." Journal of Fish Biology **44**: 469-477.

Magnhagen, C. (1986). "Activity differences influencing food selection in the marine fish *Pomatoschistus microps*." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **43**: 223-227.

Magnhagen, C. (1992). "Alternative reproductive behaviour in the common goby, *Pomatoschistus microps*: an ontogenetic gradient?" Animal Behaviour **44**: 182-184.

Magnhagen, C. (1993). Conflicting demands in gobies: when to eat, reproduce, and avoid predators. Behavioural Ecology of Fishes. F. A. Huntingford and P. Torricelli. Chur, Switzerland, Harwood Academic Publishers: 79-90.

- 
- Magnhagen, C. (1995). "Sneaking behaviour and nest defence are affected by predation risk in the common goby." Animal Behaviour **50**(4): 1123-1128.
- Magnhagen, C. and L. Kvarnemo (1989). "Big is better: the importance of size for reproductive success in male *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Pisces, Gobiidae)." Journal of Fish Biology **35**: 755-763.
- Magnhagen, C. and K. Vestergaard (1991). "Risk taking in relation to reproductive investments and future reproductive opportunities: field experiments on nest-guarding common gobies, *Pomatoschistus microps*." Behavioral Ecology **2**(4): 351-359.
- Maher, C. and D. Lott. (1995). Definitions of territoriality used in study of variation in vertebrate spacing systems. Animal Behaviour **49**: 1581-1597.
- Marconato, A. and A. Bisazza (1986). "Males whose nests contain eggs are preferred by female *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae)." Animal Behaviour **34**(5): 1580-1582.
- Marconato, A., M. B. Rasotto, et al. (1996). "On the mechanism of sperm release in three gobiid fishes (Teleostei: Gobiidae)." Environmental Biology of Fishes **46**: 321-327.
- Marraro, C. and J. Nursall (1981). The reproductive periodicity and behaviour of *Ophioblennius atlanticus* (Pisces: Blenniidae) at Barbados. Canadian Journal Zoology **61**: 317-325.
- Martin, P. and P. Bateson (1986). Measuring Behaviour Na introductory guide. Cambridge University Press.
- Miller, P. J. (1961). "Age, growth, and reproduction of the rock goby, *Gobius paganellus* L., in the Isle of Man." Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **41**: 737-769.
- Miller, P. J. (1984). "The gobiid fishes of temperate Macaronesia (eastern Atlantic)." Journal of Zoology, London **204**: 363-412.
- Miller, P. J. (1986). "Gobiidae". In P. Whitehead, M. Bauchot et al. (eds), Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. III Unesco.
- Noakes, D. L. G. (1978). "Early behaviour in fishes." Environmental Biology of Fishes **3**(3): 321-326.
- Nursall, J. R. (1977). "Territoriality in redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus* - Pisces: Blenniidae)." Journal of Zoology, London **182**: 205-223.
- Nursall, J. R. (1981). "The activity budget and use of territory by a tropical blenniid fish." Zoological Journal of the Linnean Society **72**(1): 69-92.
- Nyman, K.-J. (1953). "Observations on the behaviour of *Gobius microps*." Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica **69**(5): 1-11.
- Ota, D., M. Marchesan, et al. (1996). "Sperm release behaviour and fertilization in the grass goby." Journal of Fish Biology **49**: 246-256.
- Patzner, R. A. (1984). "The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). II. Surface structures of the ripe eggs." Zoologischer Anzeiger **213**(1/2): 44-50.

---

Petersen, C. W. (1988). "Male mating success, sexual size dimorphism, and site fidelity in two species of *Malacoctenus* (Labrisomidae)." Environmental Biology of Fishes 21(3): 173-183.

Phillips, R. R. (1971). "The relationship between social behavior and the use of space in the benthic fish *Chasmodes bosquianus* Lacépède (Teleostei, Blenniidae). I. Ethogram." Zeitschrift für Tierpsychologie 29: 11-27.

Pité, M. and T. Avelar (1996). Ecologia das Populações e das Comunidades. Fundação Calouste Gulbenkian.

Qasim, S. Z. (1957). "The biology of *Blennius pholis* L. (Teleostei)." Proceedings of the Zoological Society of London 128: 161-206.

Santos, R. S. (1985)a. "Estrutura e função dos territórios em machos parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae)." Memórias do Museu do Mar - Série Zoológica 3(29): 1-45.

Santos, R. S. (1985)b. "Parentais e satélites: táticas alternativas de acasalamento nos machos de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae)." Arquipélago - Série Ciências da Natureza VI: 119-146.

Santos, R. S. (1995). "Alloparental care in the redlip blenny." Journal of Fish Biology 47: 350-353.

Santos, R. S. and V. C. Almada (1988). Intraspecific variations in reproductive tactics in males of the rocky intertidal fish *Blennius sanguinolentus* in the Azores. Behavioral Adaptation to Intertidal Life. G. Chelazzi and M. Vannini. New York, Plenum. NATO ASI. Series A: Life Sciences, vol. 151: 421-447.

Santos, R. S., V. C. Almada, et al. (1989). Field experiments and observations on homing and territoriality in intertidal blennies. Ethoexperimental Approaches to the Study of Behaviour. R. J. Blanchard, P. F. Brain, D. C. Blanchard and S. Parmigiani. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 48: 623-632.

Sargent, R. C. and M. R. Gross (1986). William's principle: an explanation of parental care in teleost fishes. The Behaviour of Teleost Fishes. T. J. Pitcher. London, Croom Helm: 275-293.

Sargent, R. C. (1997). "Parental Care". In Behavioural Ecology of Teleost Fishes. Jean-Guy & J. Godin (Eds.) Oxford University Press.

Siegel, S. (1975). Estatística não paramétrica para as ciências do comportamento. McGraw-Hill.

Smith, C. and R. J. Wootton (1995). "The costs of parental care in teleost fishes." Reviews in Fish Biology and Fisheries 5: 7-22.

Taborsky, M. (1994). "Sneakers, satellites and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction." Advances in the Study of Behavior 23: 1-100.

Trivers, R. I. (1972). "Parental investment and sexual selection." In B. Campbell (ed), Sexual selection and the descent of man. Aldine, Chicago.

Wilkins, H. K. A. and A. A. Myers (1992). "Microhabitat utilisation by an assemblage of temperate Gobiidae (Pisces: Teleostei)." Marine Ecology Progress Series 90: 103-112.

---

Wirtz, P. (1978). "The behaviour of the Mediterranean *Tripterygion* species (Pisces, Blennioidei)." Zeitschrift für Tierpsychologie **48**: 142-174.

Wootton, r. J. (1973). "Effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L." Journal of Fish Biology **5**: 683-688.

Zander, C. (1979). "On the Biology and Food of Small-sized Fish from the North and Baltic Sea Area." Zoologischer Anzeiger **202** (5/6): 413-424.

Zander, C. D. (1990). "Habitat and prey dependant distribution of sand gobies, *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae, Teleostei), in the SW Baltic." Zoologischer Anzeiger **224**(5/6): 328-341.

---

## **Anexos**

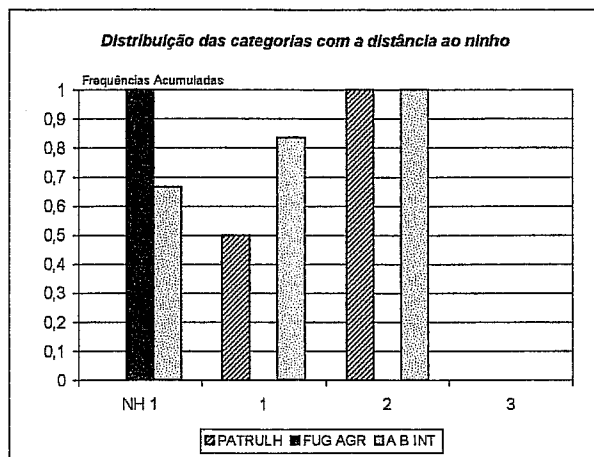
## **Anexos I**

Distribuição das categorias de comportamento, nas diferentes áreas do território, de cada macho com ninho.

Aquário 1 Peixe 1

Freq. Ac.	NH 1	1	2	3
PATRULH	0	0,5	1	
FUG AGR	1			
A B INT	0,667	0,833	1	

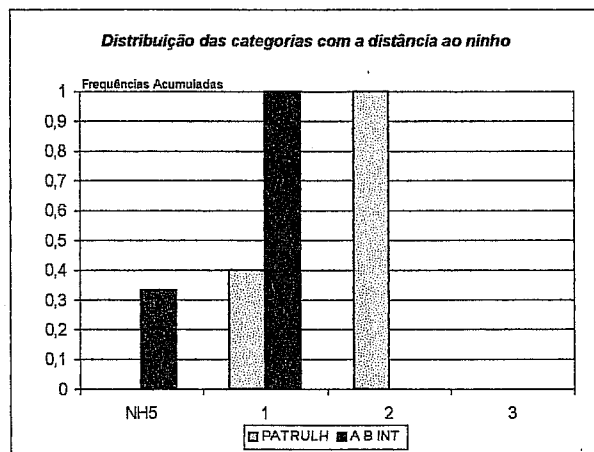
	NH 1	1	2	3
PATRULH		3	3	
FUG AGR	1			
A B INT	4	1	1	



Aquário 1 Peixe 1

	NH5	1	2	3
PATRULH	0	0,4	1	
A B INT	0,333	1		

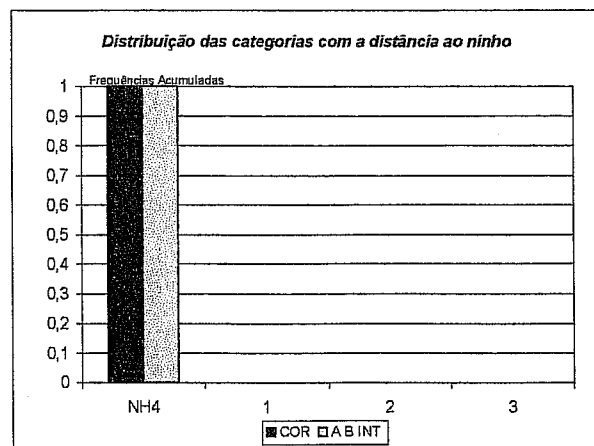
	NH5	1	2	3
PATRULH		2	3	
A B INT	1	2		



Aquário 1 Peixe 3

	NH4	1	2	3
COR	1			
A B INT	1			

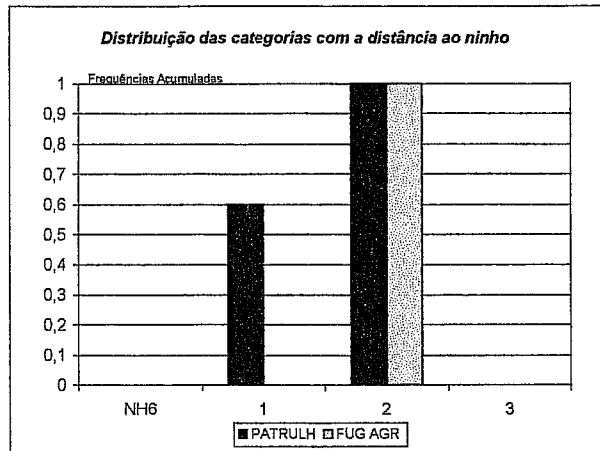
	NH4	1	2	3
COR	3			
A B INT	1			



**Aquário 1 Peixe 3**

	NH6	1	2	3
PATRULH	0	0,6	1	
FUG AGR	0	0	1	

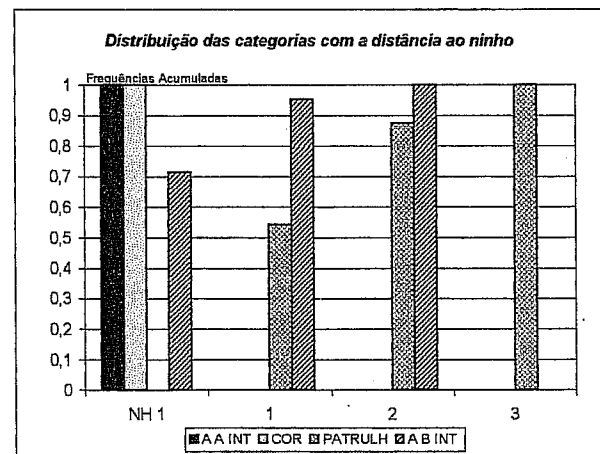
	NH6	1	2	3
PATRULH		3	2	
FUG AGR			1	



**Aquário 1 Peixe 7**

	NH 1	1	2	3
A A INT	1			
COR	1			
PATRULH	0	0,542	0,875	1
A B INT	0,714	0,952	1	

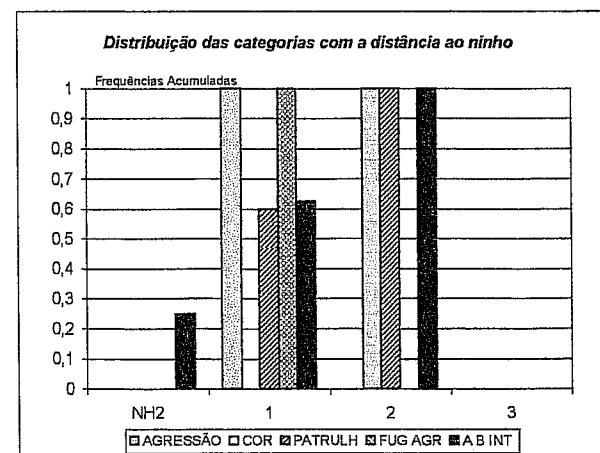
	NH 1	1	2	3
A A INT	1			
COR	20			
PATRULH		13	8	3
A B INT	15	5	1	



**Aquário 1 Peixe 7**

	NH2	1	2	3
AGRESSÃO	0	1		
COR	0	0	1	
PATRULH	0	0,6	1	
FUG AGR	0	1		
A B INT	0,25	0,625	1	

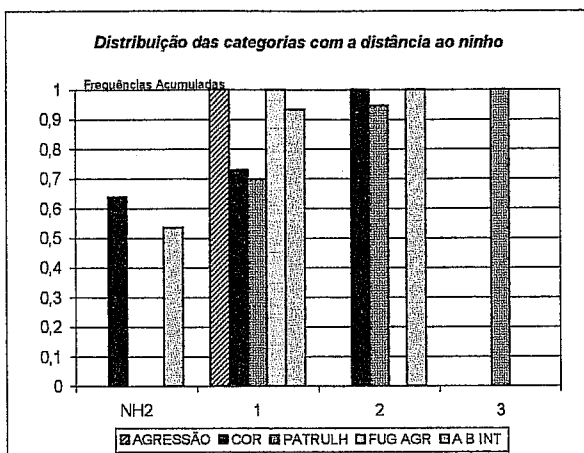
	NH2	1	2	3
AGRESSÃO		1		
COR			1	
PATRULH		9	6	
FUG AGR		1		
A B INT	2	3	3	



**Aquário 1 Peixe 8**

	NH2	1	2	3
AGRESSÃO	0	1		
COR	0,636	0,727	1	
PATRULH	0	0,697	0,944	1
FUG AGR	0	1		
A B INT	0,533	0,933	1	

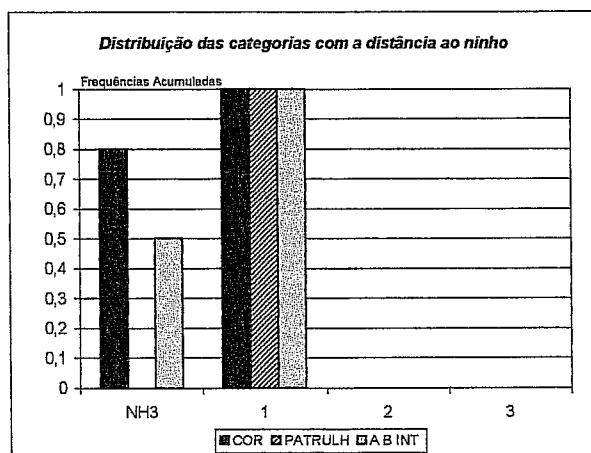
	NH2	1	2	3
AGRESSÃO		1		
COR	7	1	3	
PATRULH		62	22	5
FUG AGR		1		
A B INT	8	6	1	



**Aquário 1 Peixe 8**

	NH3	1	2	3
COR	0,8	1		
PATRULH	0	1		
A B INT	0,5	1		

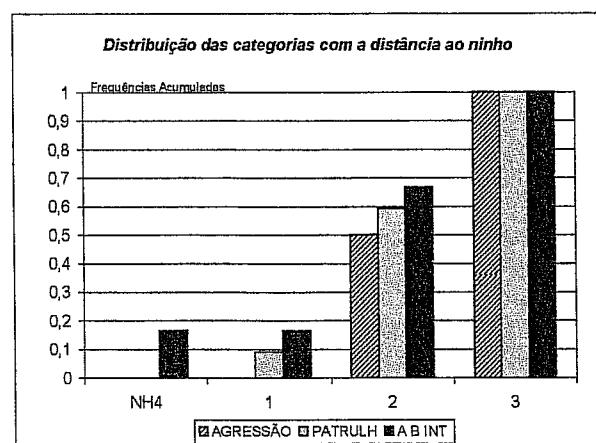
	NH3	1	2	3
COR	4	1		
PATRULH		5		
A B INT	2	2		



**Aquário 1 Peixe 8**

	NH4	1	2	3
AGRESSÃO	0	0	0,5	1
PATRULH	0	0,091	0,591	1
A B INT	0,167	0,167	0,667	1

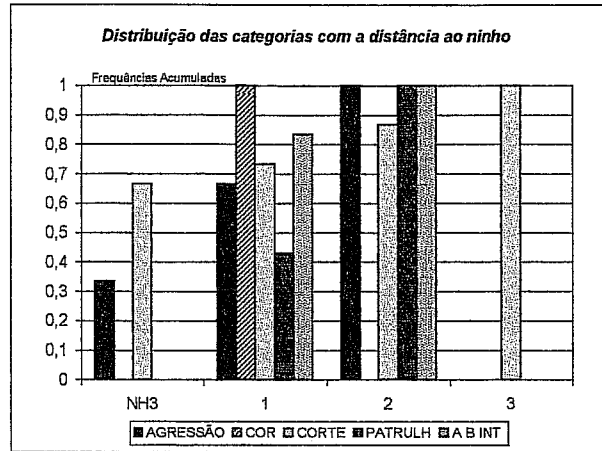
	NH4	1	2	3
AGRESSÃO			1	1
PATRULH		2	11	9
A B INT	1		3	2



**Aquário 2 Peixe 7**

	NH3	1	2	3
AGRESSÃO	0,333	0,667	1	
COR	0	1		
CORTE	0,667	0,733	0,867	1
PATRULH	0	0,429	1	
A B INT	0	0,833	1	

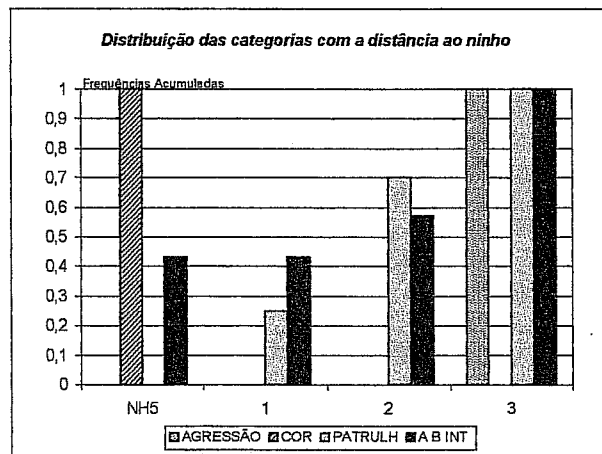
	NH3	1	2	3
AGRESSÃO	1	1	1	
COR		3		
CORTE	10	1	2	2
PATRULH		9	12	
A B INT		10	2	



**Aquário 2 Peixe 7**

	NH5	1	2	3
AGRESSÃO	0	0	0	1
COR	1			
PATRULH	0	0,25	0,7	1
A B INT	0,429	0,429	0,571	1

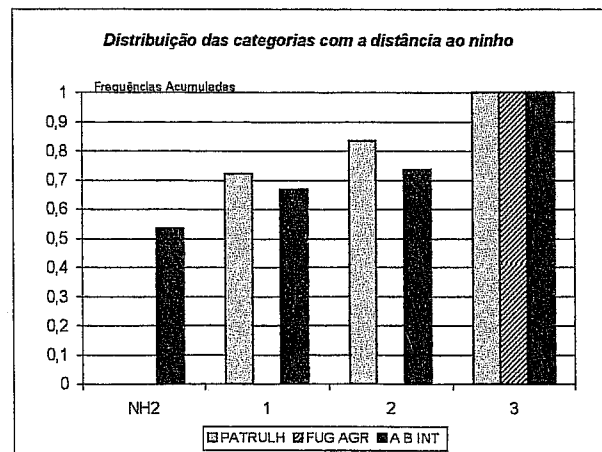
	NH5	1	2	3
AGRESSÃO				1
COR	1			
PATRULH		5	9	6
A B INT	3		1	3



**Aquário 2 Peixe 9**

	NH2	1	2	3
PATRULH	0	0,722	0,833	1
FUG AGR	0	0	0	1
A B INT	0,533	0,667	0,733	1

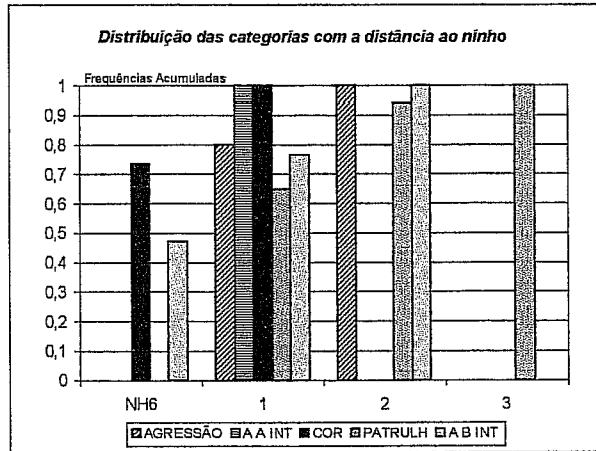
	NH2	1	2	3
PATRULH		13	2	3
FUG AGR				1
A B INT	8	2	1	4



**Aquário 2 Peixe 10**

	NH6	1	2	3
AGRESSÃO	0	0,8	1	
A A INT	0	1		
COR	0,733	1		
PATRULH	0	0,647	0,941	1
A B INT	0,471	0,765	1	

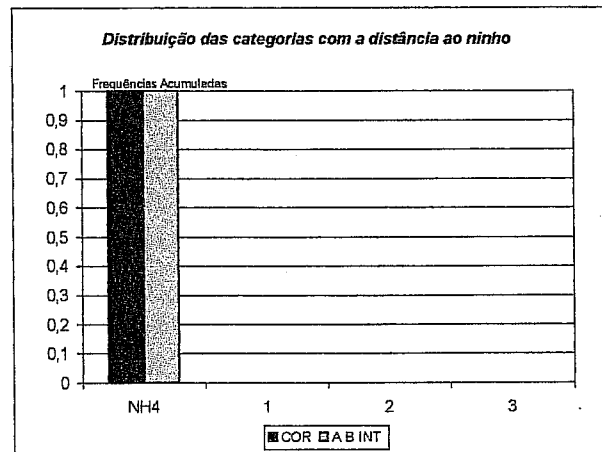
	NH6	1	2	3
AGRESSÃO		4	1	
A A INT		3		
COR	11	4		
PATRULH		33	15	3
A B INT	8	5	4	



**Aquário 2 Peixe 10**

	NH4	1	2	3
COR	1			
A B INT	1			

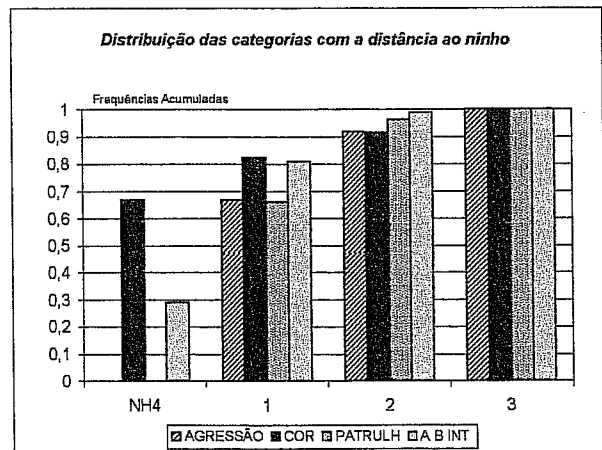
	NH4	1	2	3
COR	2			
A B INT	4			



**Aquário 3 Peixe 5**

	NH4	1	2	3
AGRESSÃO	0	0,667	0,917	1
COR	0,667	0,822	0,911	1
PATRULH	0	0,659	0,963	1
A B INT	0,289	0,807	0,988	1

	NH4	1	2	3
AGRESSÃO		8	3	1
COR	30	7	4	4
PATRULH		108	50	6
A B INT	24	43	15	1

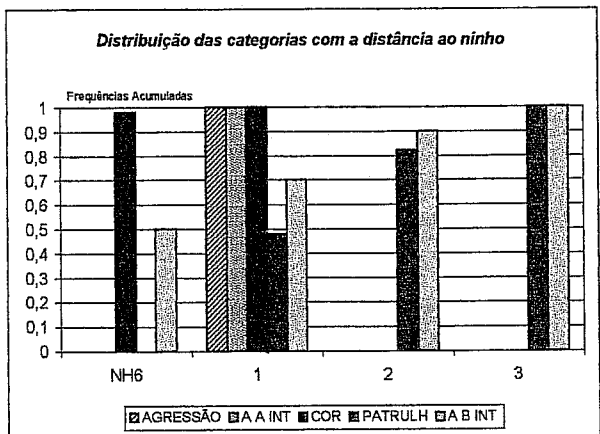




**Aquário**      3   **Peixe**   9

	NH6	1	2	3
AGRESSÃO	0	1		
A A INT	0	1		
COR	0,979	1		
PATRULH	0	0,479	0,82	1
A B INT	0,5	0,7	0,9	1

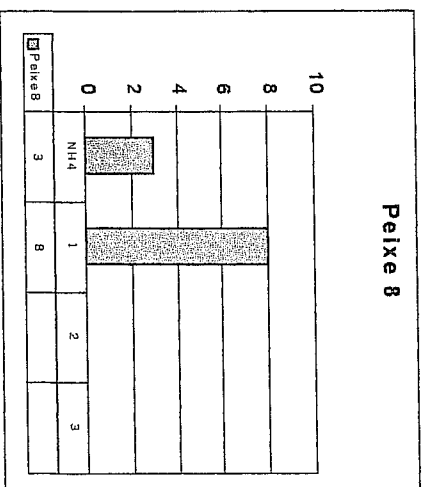
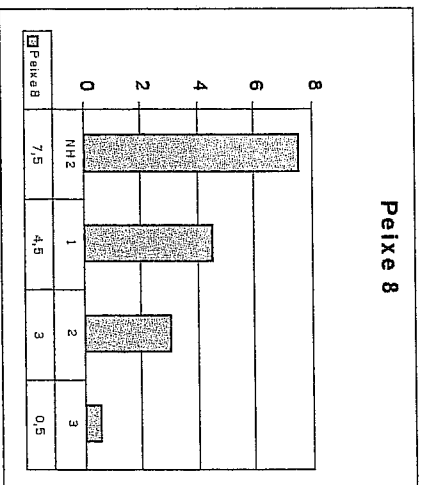
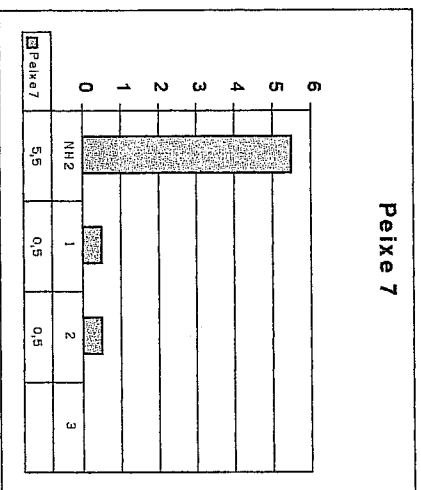
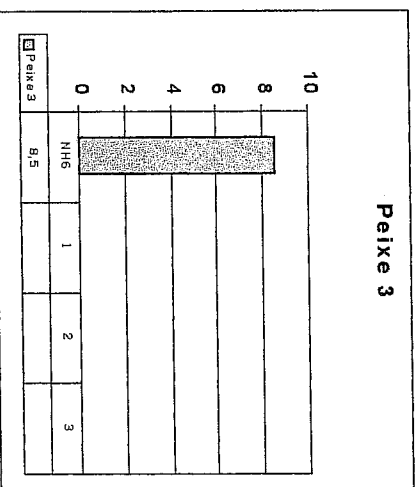
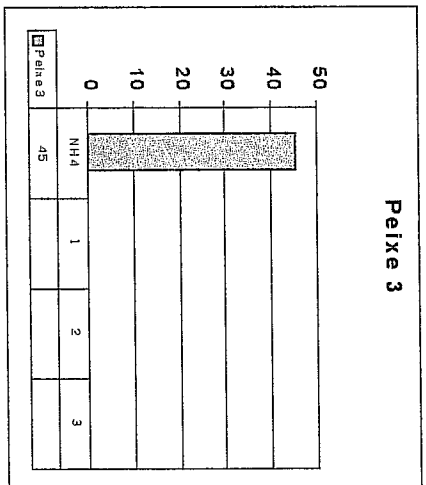
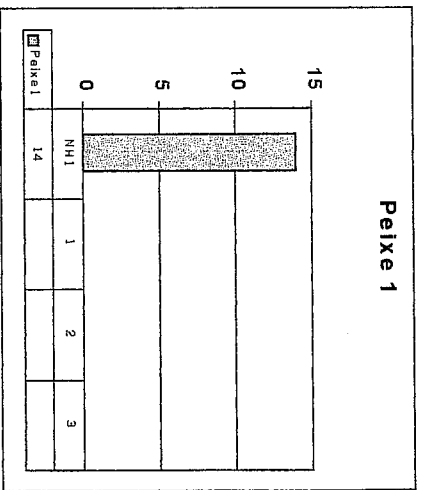
	NH6	1	2	3
AGRESSÃO		4		
A A INT		1		
COR	46	1		
PATRULH		80	57	30
A B INT	10	4	4	2



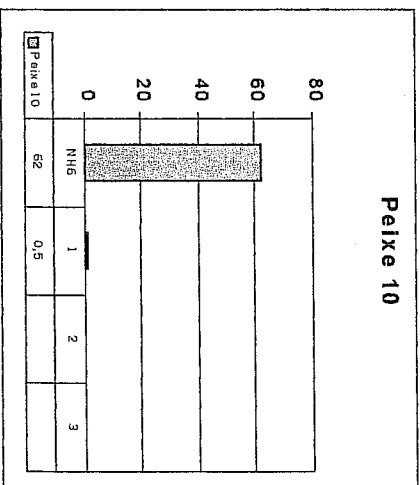
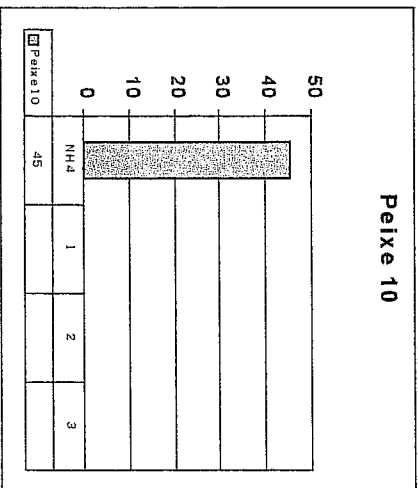
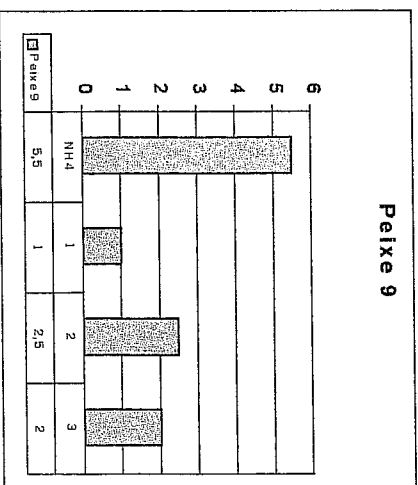
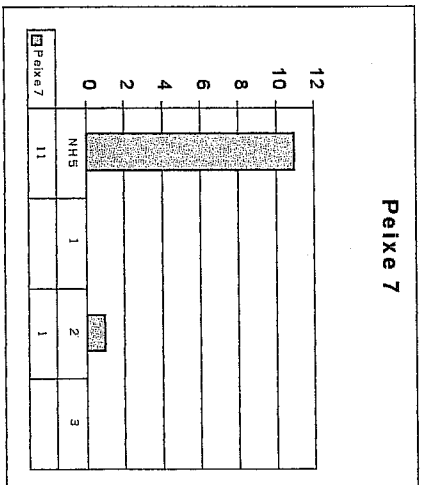
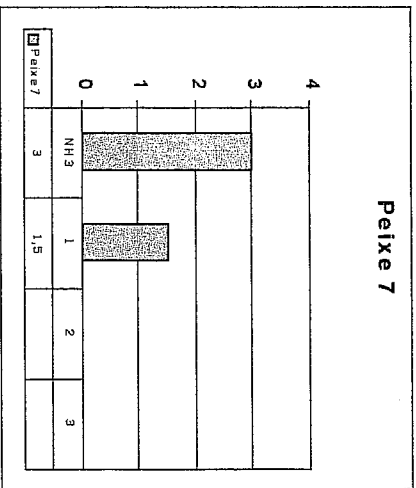
## **Anexos II**

Distribuição do tempo passado por cada macho com ninho, nas diferentes áreas do território.

# Aquário 1



# Aquário 2



# Aquário 3

